Promotion 2. Juni 1966

Sonderdruck aus

DEUTSCHE ENTOMOLOGISCHE ZEITSCHRIFT

Herausgegeben vom

Institut für Spezielle Zoologie

und

Zoologischen Museum der Humboldt-Universität zu Berlin

zugleich

Organ der Deutschen Entomologischen Gesellschaft

Redakteur: Dr. H. J. Hannemann

Neue Folge Band 13

Heft I—III

Jahrgang 1966

Ausgegeben am 15. Mai 1966

F. Hicke

AKADEMIE-VERLAG · BERLIN

Dtsch. Ent. Z.
N. F. Band 13, Heft I—III

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547201_0025

DEUTSCHE ENTOMOLOGISCHE ZEITSCHRIFT

zugleich

Organ der Deutschen Entomologischen Gesellschaft, e. V.

N. F. Band 13 Heft I/III 15. Mai 1966

Vergleichende funktionelle Anatomie der Abdominalmuskulatur einiger männlicher Coleopteren unter besonderer Berücksichtigung des Genitoanalkomplexes

Berlin. H. U., Nat.
Diss. v. 2.6.65

Von

FRITZ HIEKE

Mit 125 Abbildungen im Text

Eingegangen am 1. Juli 1965

Inhaltsverzeichnis

Einleitung 2
Das Abdomen der Coleopteren 2
Material und Methodik 9

Harpalus pubescens MÜLL. 10
Morphologie und Muskulatur des Abdomens 10
1. Segment 10
2. Segment 12
3. Segment 13
4. bis 6. Segment 13
7. Segment 13
8. Segment 14
9. Segment 15
Morphologie des Kopulationsapparates 16
Muskulatur des Genitoanalkomplexes 17
Liste der gefundenen Muskeln 19

Geotrupes stercorosus SCRIBA 53
Morphologie und Muskulatur des Abdomens 53
Morphologie der Segmente 1 bis 7 53
Muskulatur der Segmente 1 bis 7 54
Morphologie und Muskulatur der Segmente 8 und 9 55
Morphologie des Genitoanalkomplexes 57
Muskulatur des Genitoanalkomplexes 57
Liste der gefundenen Muskeln 59

Liparus glabrirostris KÜST. 95
Morphologie der Segmente 1 bis 7 95
Muskulatur der Segmente 1 bis 7 97
Morphologie und Muskulatur des Segmentes 8 98
Morphologie des Segmentes 9 99
Morphologie des Genitoanalkomplexes 100
Muskulatur des Genitoanalkomplexes 102
Liste der gefundenen Muskeln 103

Diskussion der Muskulatur 132
Diskussion der Abdominalsklerite und des Aedoeagus 154
Zusammenfassung 162
Literaturangaben 163

Einleitung

Die Untersuchung der Muskulatur des Abdomens, insbesondere der letzten Segmente, ist in verschiedener Hinsicht aufschlußreich.

So ist es für die vergleichende Anatomie der Insekten wichtig, auch den Grundbauplan der Abdominalmuskeln bei den Coleopteren zu kennen, weil dadurch eventuell einiges über die Stellung dieser Ordnung und über ihre Beziehung zu anderen Insektenordnungen ausgesagt werden kann. Eines der Ziele dieser Arbeit bestand daher darin, die bei den verschiedenen Arten gefundenen Muskeln zu homologisieren, wobei besonders zu beachten war, inwieweit homologe Muskeln die gleiche Funktion besitzen.

Weiterhin kann die Untersuchung der Muskulatur in den letzten Körpersegmenten helfen, bestimmte Sklerite zu identifizieren und Aussagen über ihre morphologische Bedeutung zu machen. Als solche Sklerite sind zum Beispiel das Spiculum gastrale, die „Bögen" der Carabiden, die Parameren und bestimmte Teile des Aedoeagus anzusehen. Die Auffindung homonomer Muskeln in den letzten Abdominalringen war dabei der methodische Weg zur Lösung dieser Aufgabe. Die Deutung der mit dem Kopulationsapparat assoziierten Sklerite ist um so dringender, als diese in den letzten Jahrzehnten verstärkt bei taxonomischen Fragestellungen herangezogen werden.

Schließlich mußte versucht werden, die Funktion aller aufgefundenen Muskeln zu klären, da noch vielfach unbekannt ist, welche von ihnen an bestimmten Bewegungen der Genitalien, insbesondere an der Protraktion des Aedoeagus beteiligt sind.

Natürlich ist es nach Bearbeitung von nur wenigen Tieren nicht möglich, weitgehende Schlußfolgerungen für die gesamte, sehr umfangreiche Ordnung der Coleoptera zu ziehen. Die hier gewonnenen Ergebnisse sind daher nicht ohne weiteres als allgemeingültig anzusehen. Nur allmählich können Arbeiten, wie die vorliegende, ein umfassendes Bild von der Morphologie und Anatomie der Käfer geben, wodurch die Grundlage für Homologisierungen, die über den Rahmen der Ordnung hinausgehen, gewonnen werden können.

Für die mir bei der Anfertigung dieser Arbeit erwiesene Hilfe bin ich besonders Herrn Dr. H. J. Hannemann sowie Herrn Dr. W. Crome dankbar.

Das Abdomen der Coleopteren

Die Schwierigkeiten, auf die man bei Muskeluntersuchungen am Käferabdomen stößt, sind mannigfaltiger Art. Die erste wurde schon angedeutet. Sie besteht in der sehr großen Artenfülle der Ordnung. Auch wenn man eine größere Anzahl von Spezies untersucht, bleibt die Gefahr bestehen, wegen einseitiger Auswahl der Objekte kritisiert zu werden. Es würde nicht einmal genügen, wollte man aus jeder Subfamilie nur einen Vertreter untersuchen, da zum einen auch dann die Arbeit nicht zu bewältigen wäre und zum anderen ja das heute gültige System der Käfer noch in vielen Zügen ein künstliches ist und wohl so

manche Gattung oder gar Familie seinen richtigen Platz im System noch nicht gefunden hat. Dafür sprechen unter anderem auch die Versuche, ein neues System zu schaffen (Jeannel und Paulian, 1944; Crowson, 1955).

Eine Schwierigkeit anderer Art liegt in der Auswertung der auf dem Gebiet der Muskeluntersuchungen bereits erschienenen Literatur. Manche Autoren haben oft nur fragmentarische Arbeit geliefert, meist zu wenige oder nur unübersichtliche Zeichnungen angefertigt und sicherlich, infolge der Kleinheit der Objekte, häufig Ursprung und Ansatz einzelner Muskeln nicht richtig erkannt.

Da nun die Muskeln der einzelnen Arten schwer zu homologisieren sind, begnügten sich manche Autoren damit, diese einfach neu zu benennen. So entstand für ein und denselben Muskel oftmals eine große Anzahl verschiedener Namen; dadurch wird der Vergleich meiner Untersuchungsergebnisse mit denen anderer Autoren sehr erschwert. Nicht selten ist auch die Beschreibung der Lage eines Muskels keine große Hilfe, da jene Chitinteile, an denen er inseriert oder seinen Ursprung nimmt, ebenfalls von den einzelnen Autoren verschieden benannt wurden. Man sieht sich also einer Vielzahl von Termini gegenüber, die nur schwer zu verarbeiten ist. Darüber hinaus ist die Deutung aller für die Muskelinsertion in Betracht kommenden Chitinbildungen schwierig. Eine richtige Identifizierung aller Abschnitte des Abdomens und der äußeren männlichen Genitalia ist aber die Voraussetzung für eine moderne Bezeichnungsweise der Muskeln. Das hier zur Anwendung kommende Prinzip der Muskelbenennung nach von Kéler (1956) verlangt die Bezeichnung von Ursprungs- und Ansatzort. Nur die konsequente Anwendung dieses Prinzips ermöglicht eine leichtere Orientierung in der Vielfalt der Abdominalmuskeln bei den Insekten schlechthin.

Aus dem soeben Dargelegten erhellt die Notwendigkeit, in kurzen Zügen die heute herrschenden Vorstellungen über das Käferabdomen und über die männlichen Terminalia der Käfer zu skizzieren.

Um die richtige Zählung der Abdominalsegmente haben sich besonders jene Forscher verdient gemacht, die vom Studium der Insektenontogenie ausgegangen sind. Stellvertretend für viele andere sei hier besonders Heymons (1895) genannt, der ausführlich auf die Geschichte dieses Problems eingeht (Heymons, 1899). Speziell bei den Koleopteren waren es besonders Heider (1886), Wheeler (1893), Hirschler (1908) und Korschelt (1912), die nachwiesen, daß das Abdomen ursprünglich aus 11 Segmenten und dem Telson besteht. Von dieser Zahl muß also auch bei der Numerierung der segmentalen Muskulatur ausgegangen werden. Verhoeff (1893, 1917) postulierte die 10-Ringeligkeit des Käferabdomens, nachdem bereits vor ihm einige andere Foscher (Strauss-Duerckheim, 1828; Haase, 1889) ebenfalls in vergleichend-morphologischen Arbeiten zu ähnlichen Resultaten gelangt waren und vereinzelt auch später Arbeiten erschienen (Wandollek, 1906), in denen die Ansicht Verhoeff's bestätigt wurde. Verhoeff hat nun insofern Recht behalten, als bei den Imagines der Käfer nie mehr als 10 Abdominalsegmente vorzukommen scheinen. Er hatte lediglich den Schwund des Telson und des 11. Segmentes nicht erkannt. Da bei nicht wenigen Käfern sogar das 10. Abdominalsegment reduziert ist, kann es nicht verwundern, daß auch die Meinung entstand, das Käferabdomen sei nur aus 9 Segmenten zusammengesetzt (Stein, 1847; Schaum, 1863). Die noch 1915 von Harnisch vertretene Theorie über das 9-gliedrige Koleopterenabdomen wurde von Verhoeff (1917) völlig zu Recht als unhaltbar zurückgewiesen.

Ebenso sind die Vorstellungen abzulehnen, die neuerdings von rumänischen Autoren (JUGA, 1962; JUGA und KONNERTH, 1963) vorgebracht werden. Diese finden nämlich bei den Imagines verschiedener Käfer nicht nur das 11. Abdominalsegment, sondern sogar das Telson wieder, das bekanntlich sogar schon bei auf niederer Organisationshöhe stehende Insekten verloren geht.

Da erwiesenermaßen, wie alle ontogenetischen Arbeiten zeigen, das Telson sowie das 11. Abdominalsegment bei den Koleopteren nicht mehr ausgebildet werden, sind auch Versuche, diese um jeden Preis wiederfinden zu wollen, zum Scheitern verurteilt. Ein lehrreiches Beispiel in dieser Hinsicht ist die bekannte Arbeit von BERLESE (1909), bei der es VERHOEFF (1916) nicht schwerfiel, die Fehler BERLESE's nachzuweisen.

In diesem Zusammenhang sei noch einiges zu den Abdominalformeln gesagt, die in der systematischen Literatur häufig verwendet werden. Bereits 1893 schrieb VERHOEFF (1893) in der ihm eigenen polemischen Art:

> „GANGLBAUER stellt in seinem kürzlich erschienenen 1. Band der Käfer von Mitteleuropa für das Männchen z. B. der Cicindelidae folgende Abdominalformel auf:
>
> $$\frac{D_1; D_2; D_3; D_4; D_5; D_6; D_7; D_8;}{V_1; V_2; V_3; V_4; V_5; V_6; V_7;}$$
>
> Daran ist zweierlei entschieden zu tadeln:
>
> 1. darf die deutlich vorhandene 1. Ventralplatte nicht V_1 genannt werden, so daß also V_1 unter D_2 steht. Dann meint man, die Ventralplatten seien verschoben und V_1 gehöre zu D_2. GANGLBAUER ist das Richtige durchaus bekannt, aber man muß ihm auch in der richtigen Weise Ausdruck geben. . . .
> 2. läßt sich GANGLBAUER gar nicht auf die allerdings nicht so leicht zu erklärenden nicht „sichtbaren" Segmente ein. Die Sache erinnert dann aber an jenes Pferd des Münchhausen, welchem das Hintertiertel abgehauen war. Will man sich auf die heiklen nicht „sichtbaren" Segmente nicht einlassen, so muß man das doch mindestens in der Formel auch kundtun, also etwa einen Doppelstrich machen".

Diese Worte VERHOEFFS sollten auch die modernen Systematiker berücksichtigen. Sie ließen sich, um ein Beispiel zu nennen, fast wörtlich auf die Abdominalformel in der sonst so ausgezeichneten Scarabaeiden-Monographie von BALTHASAR (1964) anwenden. VERHOEFF hat schon deswegen recht, weil es tatsächlich Theorien gab, nach denen die Sternite gegenüber den Tergiten um 1 (STEIN 1847) beziehungsweise 2 (HARNISCH, 1915) Segmente nach hinten verschoben sind.

Zusammenfassend kann man also feststellen, daß das Abdomen der Koleopteren primär wie bei allen anderen Insekten aus 11 echten Segmenten und dem Telson zusammengesetzt ist. Bei den Imagines sind maximal 10 Segmente vorhanden, da in der Ontogenese Telson und Segment 11 sehr früh reduziert oder gar nicht mehr angelegt werden. Das 10. Abdominalsegment ist häufig ebenfalls zurückgebildet, während das 9. meist noch aufzufinden ist. In nicht wenigen Fällen ist auch schon das 8. Segment abgewandelt oder teilweise reduziert. Das Sternum des 1. und häufig auch des 2. Segmentes ist ganz oder teilweise rudimentär. Die Segmente 8, 9 und 10 sind, soweit vorhanden, mehr oder weniger stark in das Hinterleibsende eingezogen und äußerlich nicht sichtbar.

Gab es bereits bei der Zählung der Abdominalringe viele irrige Ansichten und Mißverständnisse, so ist die Deutung der äußeren Genitalia bei den Käfern, wie

bei den Insekten überhaupt, noch weit komplizierter. Das beginnt bereits mit der Terminologie. Erst durch die Arbeiten von Snodgrass (1935), Tuxen (1956) und Lindroth (1957) wurde Ordnung in die verwirrende Fülle der hier gebrauchten Termini gebracht. Man findet jedoch auch in anderen Arbeiten (Wood, 1952; Korschelt, 1924) Zusammenstellungen der für den Kopulationsapparat der Käfer verwendeten Bezeichnungen. In der vorliegenden Arbeit wurde im wesentlichen der Terminologie von Snodgrass (1935) gefolgt.

In Abb. 1 ist das Grundschema des männlichen Kopulationsapparates der Koleopteren dargestellt. Die Genitaltasche wird von einer zarten Membran gebildet, in die ventral oder dorsal Sklerite eingelagert sein können. Sie mündet hinter dem IX. Sternum ventral vom Darm nach außen. Am vorderen, cranialen, Ende setzt die Genitaltaschenwand am basalen Teil des Aedoeagus an. Meist ist sie kurz vor dem Aedeoagus ein- oder mehrfach gefaltet. Dieser sehr unterschiedlich ausgebildete Teil stellt die Phallobasis dar und kann membranös oder sklerotisiert sein. Im letztgenannten Fall können dann ring-, gabel- oder zylinderförmige Strukturen entstehen. In vielen Fällen trägt die Phallobasis Parameren, das heißt gliedmaßenähnliche und gelenkig artikulierte Gebilde. Ventral der Genitaltasche befindet sich oft ein schaft-, gabel-, Y- oder U-förmiges Sklerit als Stützapparat für die äußeren Genitalia (Spiculum gastrale), oder es ist eine die Genitaltasche von oben umgreifende ring- oder fast ringförmige Chitinspange (Bogen) vorhanden.

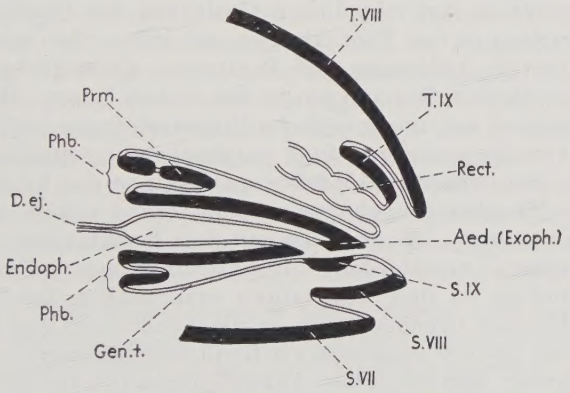

Abb. 1. Schema des männlichen Kopulationsapparates der Koleopteren.

Die Herkunft der mit dem Kopulationsapparat verbundenen Teile ist noch nicht völlig geklärt. Allerdings haben auch hier ontogenetische Untersuchungen einige wichtige Ergebnisse geliefert. Das gilt insbesondere für die Frage, zu welchem Abdominalsegment die äußeren männlichen Genitalia der Insekten gehören und auf welchem sie ursprünglich angelegt werden.

Während man bislang für verschiedene Insektenordnungen zu dem Schluß gelangte, daß der primäre Entstehungsort der externalen Genitalia das 9. Abdominalsegment ist (Verhoeff, 1894; Heymons, 1899), mehren sich in neuerer Zeit die Stimmen, die im 10. Segment den ursprünglichen Träger und Bildungsort dieser Organe sehen (Snodgrass, 1937; Qadri, 1940; Qadri, 1949; Günther, 1961). Bei den Koleopteren war man bisher in den meisten Fällen der Meinung,

die männlichen externalen Genitalia werden am 9. Segment angelegt (KERSCHNER, 1913; CRAMPTON, 1942; SRIVASTRAVA, 1953; CHEEMA, 1963), lediglich in wenigen Fällen (SCHRÖDER, 1902; HEBERDEY, 1928) beobachtete man ihre Bildung am 8. Segment, was allerdings mit einer falschen Segmentzählung zusammenhängen kann. In neueren Untersuchungen wird der äußerste Hinterrand des 9. Sternites beziehungsweise die Intersegmentalmembran zwischen den Sterniten 9 und 10 als Bildungsort angegeben (METCALFE, 1932; ZACHARUK, 1958). Mit einer Ausnahme (MUIR, 1920) stimmen die dieser Frage gewidmeten Arbeiten darin überein (PEYTOUREAU, 1895; METCALFE, 1932; RAKSPHAL, 1946; PRADHAN, 1949), daß die Anlage des Kopulationsapparates der Käfer genau so erfolgt, wie das auch in anderen Insektenordnungen beobachtet wurde. Demnach entsteht zunächst ein Paar von primären Phalluslappen am 9. oder 10. Sternum. Diese im Larval- oder Präpupalstadium angelegten Gebilde, die allmählich in die primäre Genitaltasche versenkt werden, teilen sich später horizontal oder vertikal und es entstehen 4 Zapfen. Danach verschmelzen die oberen beziehungsweise mittleren Zapfen, die man auch als Mesomeren bezeichnet, und bilden den Aedoeagus, während die unteren beziehungsweise seitlichen sich zu den Parameren entwickeln.

Besonders schwierig zu beantworten ist die Frage, ob Aedoeagus, Parameren oder gar beide Homologa der Thoraxbeine sind. Die lange Geschichte des Streites um diese Frage erlebte ihren ersten Höhepunkt um die Jahrhundertwende in den Auseinandersetzungen zwischen VERHOEFF (1894) und HEYMONS (1899). Während VERHOEFF in den männlichen Genitalien der Insekten echte Gonopoden, also Homologa zu den Thoraxbeinen sah, lehnte HEYMONS diese Theorie völlig ab und deutete Aedoeagus und Parameren als einfache Ausstülpungen der Körperwand, die mit Beinanlagen nichts zu tun haben. HEYMONS stützte sich dabei vorwiegend auf ontogenetische Untersuchungen, während VERHOEFF hauptsächlich von theoretischen und vergleichend-morphologischen Überlegungen ausging. SNODGRASS (1935) faßte später die in den folgenden Jahrzehnten gewonnenen Forschungsergebnisse zusammen und nähert sich insofern den Vorstellungen VERHOEFFS, als er in den mit dem Kopulationsapparat assoziierten Klammerorganen verschiedener Insektenordnungen, die am 9. Sternum inserieren, Homologa zu den Telepoditen ursprünglich Insektenbeine sieht. Diesen periphallischen Organen stellt er die phallischen gegenüber, also den Aedoeagus und die auf der Phallobasis befindlichen Parameren. Letztere sollen dabei Gonapophysen, also sekundäre Ausstülpungen des Basipoditen der primitiven Arthropodenbeine, darstellen. Bei Käfern fehlen periphallische Organe völlig, und die Parameren der Käfer wären demnach Gonapophysen.

1957 gibt SNODGRASS (1957) eine revidierte Auffassung über dieses Problem, wobei er wieder eine Analyse der neuesten Arbeiten durchführt. Dabei wird besonders dem Umstand Rechnung getragen, daß die Genitalanlage der männlichen Insekten immer häufiger auf dem 10. Abdominalsegment beobachtet wurde. Damit stellt sich aufs neue die Frage, ob der männliche Kopulationsapparat der Insekten primitiven Thoraxbeinen homolog ist, nun aber für das 10. Abdominalsegment. SNODGRASS nähert sich den Vorstellungen von HEYMONS, wonach der Aedoeagus nur eine einfache Ausstülpung der Körperwand ist.

Speziell für die Koleopteren sind eine Reihe von Autoren (PRUTHI, 1924; METCALFE, 1932; SRIVASTRAVA, 1953; ZACHARUK, 1958), gestützt auf ontogene-

tische Untersuchungen, der Meinung, die äußeren männlichen Genitalia seien einfache Integumentausstülpungen des 9. Sternites oder der Intersegmentalmembran zwischen den Sterniten 9 und 10, die weder mit dem Basipoditen noch mit dem Telepoditen der primitiven Insektenbeine etwas zu tun haben.

Dem steht die Meinung anderer Autoren (Michener, 1944; Gilbert, 1952; Wood, 1952) gegenüber, die nach wie vor in den Parameren der Käfer echte Homologa zu den Telepoditen der Insektenbeine sehen, woraus sich dann die neue Bezeichnung Gonostyli für die Parameren ableitet. An der Bildung des Aedoeagus selbst sollen die Gonapophysen der Telepoditen beteiligt sein. Es sei noch erwähnt, daß der Terminus Paramere in verschiedenem Sinne gebraucht wird. Zum einen wird er für echte Homologa der Styli, also der Telepoditen primitiver Insektenbeine, angewandt (z. B. Trichopteren) und zum anderen ist er eine von Verhoeff (1893) speziell für die bekannten Organe der Käfer eingeführte Bezeichnung. Allerdings fehlt es auch nicht an Stimmen (Crampton, 1938), die diesem Terminus die erwähnte Zweideutigkeit absprechen. Offensichtlich sind noch weitere ontogenetische Untersuchungen nötig, um die hier skizzierten Fragen zu lösen, und es scheint doch noch verfrüht zu sein, die eine oder andere Theorie abzulehnen (Dupois, 1952).

Ungeklärt ist ebenfalls noch die Ableitung des von Snodgrass (1935) als Phallobasis bezeichneten Teiles im Kopulationsapparat. Bei den Käfern wird dieses Gebilde als Basalstück (Jeannel und Paulian, 1944), Paramerenrest oder Paramerenbasalglied (Verhoeff, 1917), Tegmen (Sharp and Muir, 1912), als Y- oder ringförmiges Sklerit (Lindemann, 1875; Hopkins, 1911) oder, wie bei den Scarabaeiden (Strauss-Duerckheim, 1828), als Tambour bezeichnet. So mannigfaltig wie die Namen, sind auch die Anschauungen über die Herkunft dieser Chitinbildung. Sie wurde schon als abgewandeltes Tergit (Juga und Konnerth, 1963), Sternit (Peytoureau, 1895; Juga und Konnerth, 1963), als Derivat des Basipoditen der primären Insektenextremitäten (Verhoeff, 1917) und als Neubildung (Srivastrava, 1953; Pradhan, 1957; Zacharuk, 1958), die weder mit Tergiten, Sterniten oder Basipoditen verglichen werden kann, interpretiert. Am wahrscheinlichsten ist wohl die Auffassung, daß es sich hier nur um eine sekundär sklerotisierte Zone der basalen Genitaltaschenwand handelt.

Eine für viele Koleopteren typische Chitinbildung, die ebenfalls mit dem männlichen Kopulationsapparat assoziiert ist, wird von den meisten Koleopterologen nach Verhoeff (1917) als Spiculum gastrale bezeichnet. Andere Namen wie Stengel (Lindemann, 1875), Ventralapodem (Snodgrass, 1936) werden auch gebraucht. Die gleiche Funktion als Stützapparat für die Genitaltasche kommt dem „Oberen Bogen" (Korschelt, 1924) oder „Hinterem Bogen" (Verhoeff, 1917) zu, der bei vielen Koleopteren vorkommt, denen ein Spiculum fehlt. Meist wird das Spiculum gastrale als umgewandeltes 8. oder 9. Sternit gedeutet. Verhoeff (1924) betrachtete das hufeisenförmige Spiculum einiger Käfergruppen als Derivat des 9. Tergites und gebrauchte für diesen Fall die Bezeichnung Spiculum dorsale. Ontogenetische Untersuchungen führten ebenfalls nicht zu übereinstimmenden Resultaten. Danach ist das Spiculum eine Abschnürung der Genitaltaschenwand (Metcalfe, 1932), eine hinter dem 9. Segment entstehende Einstülpung der Körperwand (Pruthi, 1924) oder ein Derivat des Basalstückes der verschmolzenen Parameren (Pradhan, 1949; Cheema, 1963). In neueren Arbeiten (Cheema, 1963) wird daher das Spiculum gastrale als ein unmittelbarer Bestandteil des Kopulationsapparates gewertet.

Über die Muskulatur des Abdomens und des Kopulationsapparates der männlichen Koleopteren liegen bisher Arbeiten folgender Autoren vor:

1. Strauss-Duerckheim (1828) — Über *Melolontha melolontha* (Scarabaeidae)
2. Verhoeff (1895) — Über *Triplax russica* (Erotylidae)
3. Verhoeff (1895) — Über *Coccinella 7-punctata* (Coccinellidae)
4. Berlese (1909) — Über *Hydrophilus piceus* (Hydrophilidae)
5. Bauer (1910) — Über *Dytiscus marginalis* (Dytiscidae)
6. Demandt (1912) — desgl.
7. Harnisch (1915) — Über *Melasoma populi* (Chrysomelidae)
8. Muir (1919) — Über *Rhynchophorus ferrugineus* (Curculionidae) und *Strangalia armata* (Cerambycidae)
9. Speyer (1922) — Über *Dytiscus marginalis* (Dytiscidae)
10. Korschelt (1924) — desgl.
11. Krautwig (1930) — *Calandra granaria* (Curculionidae)
12. Murray u. Tiegs (1935) — Über *Calandra oryzae* (Curculionidae)
13. Bissel (1937) — Über *Curculio caryae* (Curculionidae)
14. Pu (1938) — Über 7 verschiedene Arten aus 7 Familien
15. Francke-Grossmann (1948) — Über *Dendroctonus micans* (Scolytidae)
16. Saxena (1953) — Über *Mylabris pustulata* (Meloidae)
17. Evans (1962) — Über *Atomaria ruficornis* (Cryptophagidae)

Die unter 1, 4, 5, 12 und 13 genannten Autoren untersuchten nur oder hauptsächlich die Abdominalmuskulatur der genannten Käferarten, die unter 2, 3, 7, 8, 9, 14 und 15 genannten dagegen nur die Kopulationsmuskulatur. Die unter 10, 16 und 17 aufgeführten beschrieben die Muskulatur sowohl des Abdomens als auch des Kopulationsapparates. Einige der Autoren (1, 4, 11, 12, 13, 15) erwähnen die Muskulatur im Rahmen von Untersuchungen mit anderen Fragestellungen. Die wichtigsten Arbeiten sind die von Korschelt, Pu, Saxena und Evans, weil sie gute Beschreibungen enthalten und genügend illustriert sind.

Wie schon erwähnt, ist die Nomenklatur der Muskulatur in den hier aufgezählten Muskelarbeiten nicht einheitlich. Darüber hinaus ist aber auch die Auffassung über die Funktion ein und derselben Muskeln in nicht wenigen Fällen verschieden. In der Diskussion werden die Arbeiten der hier zitierten Autoren mit meinen Ergebnissen verglichen und gemeinsam ausgewertet.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß es auch eine ganze Reihe von Muskeluntersuchungen an Koleopterenlarven gibt (Berlese, 1909; Speyer, 1922; Crome, 1957). Diese Studien werden hier aus verschiedenen Gründen nicht berücksichtigt. Einerseits fehlt den Larven die Kopulationsmuskulatur, andererseits ist die Abdominalmuskulatur der Imagines schwer mit der larvalen zu vergleichen. Sie ist bei den Larven komplizierter und stellt eine der speziellen larvalen Anpassungserscheinungen an eine andere Lebensweise dar. Ein Vergleich zwischen larvaler und imaginaler Muskulatur muß Gegenstand eigener Arbeiten sein, die sicher interessant, aber aus dem schon erwähnten Grund nicht überzubewerten sind. Bisher fehlen derartige Arbeiten für Koleopteren völlig.

Ein Vergleich zwischen der Abdominalmuskulatur männlicher und weiblicher Tiere ist ebenfalls eine gesonderte Aufgabe, die über den Rahmen der vorliegenden Arbeit hinausgehen würde. Außerdem scheinen die Voraussetzungen hierfür noch nicht erfüllt zu sein. So fehlen noch vergleichende Untersuchungen über die weibliche Abdominalmuskulatur einer größeren Anzahl von Arten und entsprechende Verallgemeinerungen über diesen Gegenstand. Zum anderen gibt

es auch noch einige Schwierigkeiten bei der Homologisierung von Bestandteilen des männlichen und weiblichen Käferabdomens, wenn auch hierüber bereits Mitteilungen (Verhoeff, 1917; Metcalfe, 1932) vorliegen.

Material und Methodik

Zur Untersuchung gelangten männliche Tiere von *Harpalus pubescens* Müll. (Carabidae), *Geotrupes stercorosus* Scriba (Scarabaeidae) und *Liparus glabrirostris* Küst. (Curculionidae), die jeweils verschiedenen Familienreihen angehören (Caraboidea, Lamellicornia, Rhynchophora). Tiere der ersten beiden Arten fing ich im Juli 1963 am Kyffhäuser, der dritten Art zur selben Zeit bei Stolberg im Harz. Die Tiere wurden mit Essigäther getötet und dann 24 Stunden in einem Gemisch von 60 cm³ Aethylakohol (96%), 40 cm³ Formol (30%) und 2 cm³ Eisessig fixiert, wie das für Muskeluntersuchungen (Crome, 1957; Hannemann, 1957) allgemein üblich ist. Bevor das Material zur Aufbewahrung in 70%-gen Alkohol gelangte, verblieb es 24 Stunden in zweimal gewechseltem Alkoholbad (70%), in dem das Fixiergemisch abgewaschen wurde. Die Muskulatur hatte nach der Fixierung einen seidigen Glanz und war tadellos erhalten.

Die Abdomina der zu untersuchenden Tiere wurden vorsichtig abgetrennt und dann unter Wasser seziert. Die Ausführung der Arbeiten erfolgte mit einem Cytoplasten (Zeiß) bei 4- bis 100facher Vergrößerung. Für die allgemeine Orientierung über den Bau des Abdomens an Kalilaugenpräparaten genügte oft schon eine 4fache Vergrößerung, während feinere Einzelheiten des Muskelverlaufes zum Beispiel in den Aedoeagi eine bis zu 100fache Vergrößerung erforderlich machten. Zum Sezieren benutzte ich selbsthergestellte feine Seziernadeln und Seziermesser. Minutienstifte mit gerader oder am Ende hakenförmig gekrümmter Spitze, kleine Splitter von Rasierklingen und für gröbere Arbeiten Insektennadeln verschiedener Stärken lieferten nach dem Einschmelzen in dünne Glasröhrchen das notwendige Arbeitsgerät. Für bestimmte Arbeiten diente eine feine Pinzette mit angeschliffenen Spitzen.

Die gut abgetrockneten Abdomina schmolz ich vor dem Sezieren in der gewünschten Lage in Paraffin ein, wobei dieses nicht allzu heiß sein darf. Ist das Paraffin zu heiß, so dringt es schnell in das Innere des Abdomens und erschwert das Freilegen der Muskeln. Nach dem Erstarren des Paraffins wurde eine 3—4 mm starke Wasserschicht auf das Präparat gebracht. Zur Entfernung der Körperdecke an den erforderlichen Stellen wurde ein Seziermesser benutzt. Bei sehr harten Tieren (*Liparus*-Sternite) kann man mit der spitzen Pinzette auch sehr vorsichtig den Chitinpanzer stückchenweise abbrechen, da die Seziermesser hier oft versagen. Die gesamte Arbeit wurde unter dem Cytoplasten ausgeführt. Nachdem die für die Untersuchung wichtigen Abschnitte freigelegt und mit einer Seziernadel die inneren Organe (Darmtrakt mit Anhangsdrüsen, Gonaden) entfernt waren, schabte ich vorsichtig das oft sehr stark entwickelte Fettgewebe und störendes Bindegewebe von den Muskeln ab. Um die Muskulatur besser sichtbar zu machen, wurde das Präparat mit stark verdünnter Methylenblau-Lösung abgespült, wobei sich die Muskeln in leicht fluoreszierendem Hellblau färben und dadurch von dem übrigen Gewebe, das meist einen anderen Farbton annimmt, besser zu unterscheiden sind. Diese Färbung muß während des Freilegens der Muskulatur mehrmals wiederholt werden. Sobald ein Teil des störenden Gewebes entfernt ist, wird das Wasser mit den abpräparierten Teilen abgeschüttet und mit einer feinen Pipette Färbelösung aufgetropft. Nach etwa einer Minute konnte ich die Farblösung abgießen, mit Wasser nachspülen und neues Wasser hinzugeben. Unter Alkohol darf man nicht präparieren, weil sich dabei das Präparat zu schnell entfärben würde. Diesen Umstand kann man übrigens ausnutzen, indem man zu stark angefärbte Präparate mit einer Alkoholspülung aufhellt. Waren alle an der Oberfläche des Präparates befindlichen Muskeln freigelegt, konnte die erste Zeichnung angefertigt werden. Mit Hilfe eines Okularnetzes wurden die Konturen und gröberen Einzelheiten und danach die Details eingezeich-

net. Nun entfernte ich schichtweise die einzelnen Muskelpartien und fertigte immer wieder neue Zeichnungen an, wobei die Umrißzeichnung des ersten Präparates als Vorlage diente. Die Arbeit mit dem Zeichenspiegel ist deshalb nicht angebracht, weil während der Arbeit mit verschiedener Mikroskopvergrößerung gearbeitet werden muß, aus Gründen der Übersichtlichkeit aber für eine Serie von Bildern die Beibehaltung des gleichen Formates zweckmäßig ist.

Die untersuchten Arten wurden dabei einmal vom Rücken her, einmal vom Bauch her und einmal seitlich aufpräpariert und aus jeder der drei Richtungen eine Zeichnungsserie hergestellt, wobei nach jeder neu abgetragenen Muskellage eine neue Zeichnung entstand. Eine so umfangreiche Arbeit ist deshalb notwendig, weil es meist nicht möglich ist, allein von einer Seite her Ursprung und Ansatz aller im Bild befindlichen, oft ineinander verschlungenen Muskeln zu erkennen. Eine mehrseitige Betrachtung liefert gleichzeitig die Kontrolle darüber, ob alle Muskeln erfaßt sind. Auf die Herstellung von Schnittserien verzichtete ich, weil genügend große Tiere zur Verfügung standen. Zudem ist diese Methode bei der Bearbeitung winziger Tiere, etwa der Ptiliidae, ja nur ein Ausweg, der wegen der Rekonstruktion des Gesamtbildes aus den Schnittserien gewisse Fehlerquellen birgt. Die Benennung der Muskeln erfolgt nach dem Kélerschen Prinzip, daß heißt nach Ursprung und Ansatz. Die in den früheren Arbeiten anderer Autoren verwendete Terminologie der Abdominalmuskulatur hat zwar den Vorteil, über die Funktion des entsprechenden Muskels Aufschluß zu geben, ist aber andererseits geeignet, viel Verwirrung zu stiften und Homologisierungen zu erschweren, da oft morphologisch verschiedene Muskeln bei verschiedenen Arten die gleiche Funktion besitzen und umgekehrt morphologisch gleiche Muskeln bei verschiedenen Arten unterschiedliche Funktionen ausüben. Überdies sind die Auffassungen hinsichtlich der Funktion eines bestimmten Muskels durchaus nicht einheitlich.

Zweckmäßig erscheint es, zum Unterschied von Kéler (1956) in der Benennung, die den Ansatz und Ursprung eines bestimmten Muskels bezeichnet, zwischen den beiden Wortteilen einen Bindestrich einzuführen, sonst entstehen nämlich verwirrende Wortverbindungen, deren Lesbarkeit und Verständlichkeit sehr erschwert sind, einfach weil mehrere auf -o endende Wortteile vorkommen.

Für die Bezeichnung der übrigen Teile des Abdomens und des Kopulationsapparates wurde im wesentlichen die Terminologie von Snodgrass (1935) zur Anwendung gebracht.

Harpalus pubescens Müll.

Harpalus pubescens Müll. ist ein in unserem Gebiet sehr häufiger Laufkäfer aus der Familie der Carabidae. Die Länge dieses Tieres beträgt 14—16 mm.

Morphologie des Abdomens

Äußerlich kann man am Abdomen 8 Segmente unterscheiden (Abb. 2, 3), an denen die Terga schwach, die Sterna dagegen sehr stark sklerotisiert sind. Während die Sterna II bis IV, also die drei ersten sichtbaren ventralen Halbringe, mit einander verschmolzen sind, bleiben die Intersegmentalhäute zwischen den letzten Segmenten sehr breit. Die gut abgegrenzten membranösen Pleuren tragen in den Bauchringen 1 bis 7 Stigmen. Da die Lateralränder der Sterna nach innen umgefaltet sind, ist der ventrale Teil der Pleuralhäute in der dadurch entstandenen Vertiefung versenkt.

1. Segment:

Dieses Segment besteht nur aus den Pleuralhäuten und dem Tergum. Es können höchstens winzige Reste des Sternum am laterocranialen Winkel des

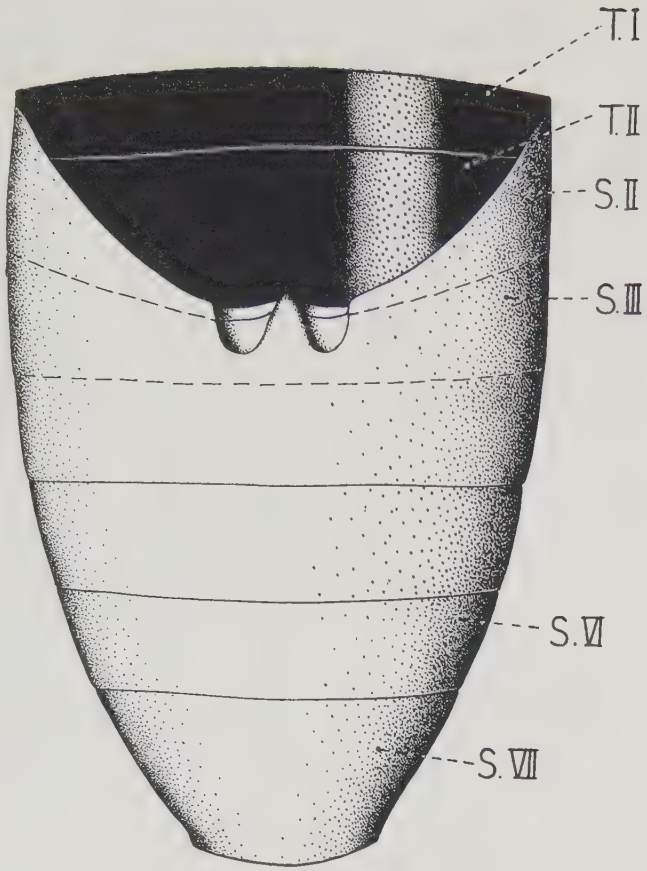

Abb. 2. *Harpalus pubescens* Müll.
Dorsalansicht des Abdomens.

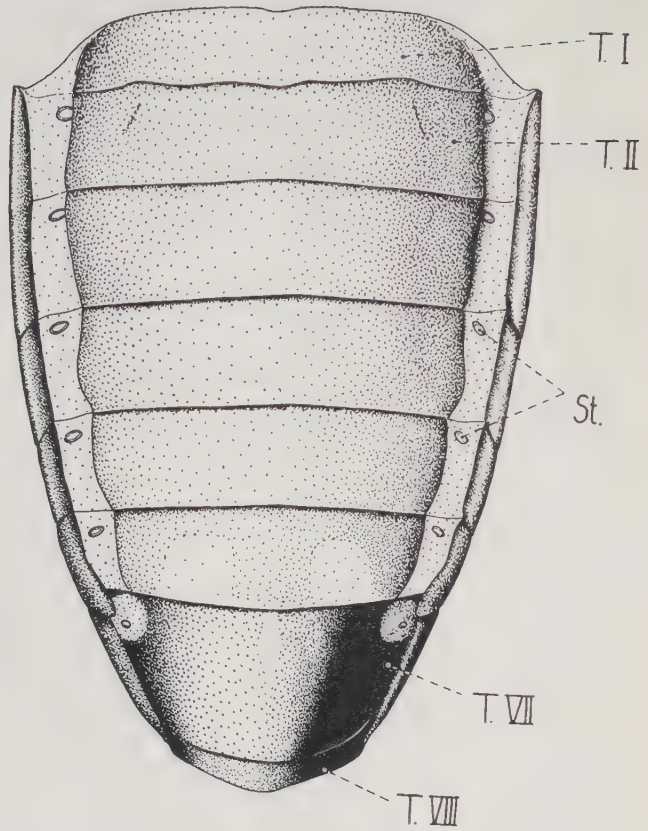

Abb. 3. *Harpalus pubescens* Müll.
Ventralansicht des Abdomens.

II. Sternum vorhanden sein, die dann aber mit diesem ohne sichtbare Naht verschmolzen wären. Die schmalen und stark gefalteten Pleuralhäute tragen am Vorderrand ein großes, langovales und schwer sichtbares Stigma. Das Tergum dieses Segments ist etwa nur halb so lang, wie das der folgenden Abdominalringe.

Dieses Segment besitzt folgende Muskeln:
Den M. antecosta-antecostalis uronotum medialis, ein kurzer Längsmuskel (Abb. 41), der am caudalen Rand des Metasternums seinen Ursprung hat, an der Antecosta des II. Tergum inseriert und die Funktion eines Retractors des 2. Segmentes ausübt.

Den M. urotergo-sternalis, der aus einem Paar sich kreuzender, mäßig starker Muskelstränge besteht (Ab. 41), die ihren Ursprung am laterocranialen Winkel des II. Sternum (I. Sternum ?) nehmen, am lateralen Rand des Tergum I inserieren und Kompressoren des 1. Segmentes sind.

2. Segment:

Das 2. Segment ist von normaler Länge. Sein Tergum unterscheidet sich nicht von denen der folgenden Abdominalringe. Das Sternum ist in der Mitte sehr schmal und nimmt an der Bildung der Gelenkhöhlen für die Coxen der Hinterbeine teil. Die Grenze zwischen dem II. und III. Sternum verläuft quer durch den Intercoxalfortsatz. An der Segmentinnenseite ist diese Grenze besonders an den Seiten sehr deutlich markiert, da die Antecosta des III. Sternum zu einer sklerotisierten Falte umgebildet ist (Abb. 41).

An diesem Segment befinden sich folgende Muskeln:

Der M. antecosta-antecostalis uronotum medialis, ein flacher Längsmuskel, der die Antecostae der Terga II und III miteinander verbindet und als Retractor des 3. Segmentes dient (Abb. 41).

Der M. antecosta-antecostalis uronotum lateralis mit gleicher Funktion und ähnlicher Lage wie der vorige. Er liegt lateral neben ihm, aber sein Ursprung ist von der vorderen Antecosta caudad abgerückt (Abb. 41).

Der M. antecosta-antecostalis urosterni, der als kräftiger fächerförmiger Längsmuskel (Abb. 41) lateral auf der Antecosta des III. Tergum inseriert und seinen Ursprung am ventralen Teil der Metasternalwand hat. Auch er ist, wie alle weiteren dorsalen und ventralen Längsmuskeln ein Retractor, in diesem Falle des 3. Segmentes.

Der M. urotergo-sternalis besteht auch in diesem Abdominalring, wie in allen weiteren, aus einem Paar sich kreuzender, vertikal verlaufender Stränge, die lateral am Tergum II inserieren und am Sternum II ihren Ursprung haben (Abb. 41).

Der M. sterno-pleuralis ist ein kurzer und dünner Strang, dessen Ursprung vor dem eben besprochenen liegt und der in der Nähe des Stigma auf der Pleuralhaut des 2. Segmentes inseriert. Er besitzt die Funktion eines Depressors der Pleuralhaut (Abb. 41).

Der M. pleuro-antecostalis ist ein sehr dünnes flaches Band, das im vorderen Teil der Pleuralhaut des 2. Segmentes seinen Ursprung hat und an der Grenze zur nächsten Pleura inseriert. Er muß als Retractor der Pleuralhaut des folgenden Segmentes angesehen werden (Abb. 41).

3. Segment:

Dieses Segment zeigt nur am Sternum einige Besonderheiten, es ist nämlich mit der 2. und der 4. Bauchplatte verwachsen und unbeweglich. Seine Länge entspricht etwa der der folgenden Sterna, lediglich der mittlere Teil ist etwas kürzer. Gemeinsam mit dem II. Sternum beteiligt es sich an der Bildung der Coxalgelenkpfannen für die Hinterbeine.

Folgende Muskeln sind vorhanden:

Der M. antecosta-antecostalis uronotum medialis, der M. antecosta-antecostalis uronotum lateralis, der M. pleuro-antecostalis, der M. urotergo-sternalis und der M. sterno-pleuralis., Wie aus der Abb. 41 ersichtlich ist, entsprechen Ursprung und Insertion dieser Muskeln denen des 2. Segmentes, dasselbe gilt auch für ihre Funktion. Wegen der oben erwähnten Verwachsung des Sternum fehlt ein M. antecosta-antecostalis urosterni.

4., 5. und 6. Segment:

Diese Abdominalringe weisen keine Besonderheiten auf und sind etwa gleich lang.

Ihre Muskelanordnung stimmt mit der des 3. Segmentes überein, jedoch besitzen sie auch ventrale Längsmuskeln, deren Funktion in der Retraktion des jeweils folgenden Abdominalringes besteht:

Der M. antecosta-antecostalis urosterni stellt ein breites, zwischen den Antecostae verlaufendes Band dar. Lediglich im 4. Segment überspannt dieser Muskel die Sterna III und IV, da dem III. Sternum die Antecosta fehlt (Abb. 41).

Der M. urosterno-antecostalis externus ist in Form eines kräftigen Längsmuskels nur in diesen 3 Abdominalringen vorhanden und liegt lateral des M. urotergo-sternalis. Seine Funktion besteht in der Kontraktion des Abdomens. Erfolgt diese einseitig, so wird der Hinterleib gedreht und seitlich bewegt.

7. Segment:

Das 7. Segment setzt sich aus dem letzten, von außen sichtbaren Sternum und dem vorletzten Tergum zusammen und ist fast so lang, wie die beiden vorhergehenden Abdominalringe zusammen. Caudalwärts verjüngt es sich stark. Sein Tergum ist stärker sklerotisiert als die der vorhergehenden Segmente, lediglich um die Stigmen herum ist ein rundlicher Bezirk membranös und in seiner Mitte befindet sich eine vom Hinterrand kommende helle Linie (Abb. 5). Sie deutet die bei Carabiden vorherrschende Tendenz zur Zweiteilung der letzten Terga an. Der Hinterrand ist stark bogig, so daß das Tergum in der Mitte länger ist als an den Seiten. Die Pleuren sind nicht abgegrenzt und mit Ausnahme des oben erwähnten runden Fleckes um die Stigmen stark sklerotisiert. Die am Hinterrand der Rückenplatte ansetzende Intersegmentalhaut ist sehr lang. Das Sternum ist am caudalen Ende nach innen umgefaltet und erreicht hier die Hälfte der äußeren Segmentlänge (Abb. 38—41).

In diesem Segment befinden sich folgende Muskeln:

Der M. antecosta-antecostalis uronotum medialis besteht aus zwei langen, voneinander getrennten Strängen (Abb. 6, 7, 30—37, 39—41), von denen der Ursprung des einen auf der Antecosta des VII. Tergum liegt und der des anderen von dieser etwas caudal abgerückt ist. Der erste inseriert auf dem

craniad ausgezogenen Vorderwinkel, der zweite in der Nähe der Vorderrandmitte des Tergum VIII. Beide sind Retractoren des 8. Segmentes.

Der M. antecosta-antecostalis uronotum lateralis ist ein langes, schmales Band mit zwei Insertionsstellen (Abb. 6, 7, 39—41). Diese liegen auf dem dorsolateralen, zahnförmigen Vorsprung und weiter caudalwärts am lateralen Rand des VIII. Tergum. Der Ursprung des Muskels befindet sich im VII. Tergum, nahe der Antecosta. Er dient ebenfalls als Retractor des 8. Abdominalringes.

Der kräftige M. antecosta-antecostalis urosterni ist sehr kurz und etwas fächerförmig (Abb. 9—12, 20, 21, 29—41). Er beginnt auf der Antecosta des VII. und inseriert am cranialen Rand des VIII. Sternum. Seiner Funktion nach ist er ein Retractor und Depressor der 7. Bauchplatte.

Der M. uronoto-antecostalis protrahiert das VIII. Sternum und ist ein Antagonist zu den übrigen dorsalen Längsmuskeln. Sein Ursprung liegt im caudalen Teil des VII., seine Insertion am laterocranialen Winkel des VIII. Sternum (Abb. 6, 30, 35—37, 39—41).

Der M. urotergo-sternalis unterscheidet sich weder in der Funktion noch im Verlauf vom gleichen Muskel der vorhergehenden Segmente (Abb. 6—8, 20—23, 39—41). Das Gleiche gilt auch für M. sterno-pleuralis.

Als Synergist des M. uronoto-antecostalis dient der M. urosterno-antecostalis, der seiner Funktion nach ein Protractor und Depressor des VIII. Sternum ist. Er beginnt im laterocaudalen Teil der VII. Bauchplatte und inseriert an einer sehnenartigen Platte, die diesen Muskel mit dem ventralen Längsband des gleichen Segmentes verbindet (Abb. 12, 40, 41).

8. Segment:

Das 8. Segment ist größtenteils teleskopartig in das 7. eingezogen und enthält das letzte äußerlich sichtbare Tergum. Es ist etwa so lang wie das 6. Segment, eine Pleuralhaut fehlt. Das VIII. Tergum ist zur Hälfte verdeckt. Sein Hinterrand ist in der Mitte und an den Hinterecken leicht winkelig zugespitzt. Die vordere Hälfte dieses Tergum ist in der Mitte schwächer sklerotisiert und zeigt ebenfalls die Tendenz zur Aufspaltung in eine rechte und eine linke Hälfte. In den Vorderecken ist es weit craniad ausgezogen, so daß diese Fortsätze beinahe die Grenze zwischen dem 6. und 7. Segment erreichen (Abb. 39, 40).

Das Sternum ist nur zu einem Teil sklerotisiert, so daß es die Form einer bogigen Spange annimmt. Die Sklerotisierung umfaßt dabei nur einen schmalen Vorderrand, einen breiteren Seitenrand und die hintere Hälfte mit Ausnahme der breiten Mitte und eines halbkreisförmigen Bezirkes am Hinterrand (Abb. 21, 22), an dem die äußerst lange Intersegmentalhaut zum IX. Sternum ansetzt (Abb. 35—37). Folgende Muskeln befinden sich in diesem Segment:

Der M. antecosta-antecostalis uronotum medialis ist ein sehr langes flaches Band, das sich distal teilt und zwei Insertionsstellen aufweist: Am cranialen Rand des IX. Tergum und auf der Intersegmentalmembran zwischen diesem und dem nächsten Tergit. Dazwischen tritt der Ductus glandianalis hindurch. Der Ursprung des Muskels liegt auf den craniad verlängerten Vorderwinkeln des VIII. Tergum (Abb. 7, 8, 24—26, 30, 32—38, 40), er dient als Retractor und Levator der IX. Rückenplatte.

Ein sehr kräftiger, breiter, vertikal verlaufender Strang ist der M. antecosta-antecostalis uronotum lateralis (Abb. 7, 8, 24, 25, 38) der auf den craniad

verlängerten Vorderwinkel des VIII. Tergum entspringt. Die Ansatzstelle befindet sich auf der verbreiterten Basis des Tergalapodems. Seiner Funktion nach ist er ein Levator des Tergoapodemalringes.

Der M. uronoto-antecostalis fungiert als Levator und Laterotractor des Tergoapodemalringes. Er ist sehr kurz, nimmt seinen Ursprung am mediocaudalen Teil des VIII. Tergum und inseriert auf der Intersegmentalmembran zwischen den Terga VIII und IX (Abb. 7, 30, 40, 41).

Der M. urotergo-sternalis hat die Form eines flachen vertikalen Bandes (Abb. 7—11, 39, 40) und dient ebenfalls als Levator und Protractor des Tergoapodemalringes. Sein Ursprung liegt lateral im VIII. Tergum und seine Insertion am lateralen Rand des VIII. Sternum.

Die Gestalt eines fächerförmigen kurzen Muskels besitzt der M. antecosta-antecostalis urosterni (Abb. 9—11, 13, 23—26, 30, 39), er entspringt lateral am Vorderrand des VIII. Sternum, während sich seine Ansatzstelle an der verbreiterten Basis des Tergalapodemes befindet (vom stark reduzierten Sternum IX dorthin abgewanderte Insertionsstelle ?). Er ist Levator des VIII. Sternum und Depressor des Tergoapodemalringes.

Der M. urosterno-antecostalis ist ein kräftiger Strang (Abb. 11, 23, 24, 29—31, 39), der ventral an der verbreiterten Basis des Tergoapodemalringes inseriert (gleiche Verschiebung der Insertionsstelle wie bei vorigem ?). Sein Ursprung liegt am Vorderrand des caudalen, sklerotisierten Bezirkes am VIII. Tergum. Er ist sowohl ein Protractor und Depressor des Tergoapodemalringes, wie auch ein Retractor und Levator der VIII. Bauchplatte.

9. Segment:

Die Form dieses Segmentes ist sehr stark abgewandelt. Vom Tergum sind nur zwei kleine seitliche Stücke vorhanden, die durch eine schmale Chitinspange miteinander verbunden sind (Abb. 7, 8). Die Aufspaltung in zwei Seitenteile ist somit sehr weit fortgeschritten. An den laterocranialen Winkeln befindet sich je eine lange Apophyse, die unter der Genitaltasche weit cranialwärts bis in die Höhe des 3. Segmentes zieht. Die Enden dieser Apophysen sind miteinander verschmolzen, so daß ein langgestreckter ovaler Chitinring entsteht (Abb. 4), der, wie schon weiter oben ersichtlich ist, als Tergoapodemalring bezeichnet wird. In diesem Ring, der als Stützapparat für den Aedoeagus dient, ist eine dünne Membran gespannt. Das IX. Sternum liegt nur in Form eines asymmetrischen Plättchens vor, das auf der rechten Seite im basoventralen Teil der Genitaltaschenwand liegt. Es ist lateral fest mit dem IX. Tergum verwachsen (Abb. 24). Am Hinterrand des IX. Tergum setzt der Darm an, der durch eine häutige Falte von der Genitaltasche getrennt wird.

Am 9. Segment befinden sich nur zwei Muskeln.

Der M. antecosta-antecostalis uronotum (Abb. 37, 38) ist ein nur sehr schwacher Strang, den man als Levator der Intersegmentalmembran zwischen dem Tergum IX und dem Darm (Tergum X ?) betrachten muß, da er auf dieser Membran inseriert, während sein Ursprung am Vorderrand des Tergum IX liegt.

Ein nur auf der rechten Seite vorhandenes, flaches und kurzes Band stellt der M. urotergo-sternalis dar. Er hat seinen Ursprung in der Nähe des Vorderrandes vom IX. Tergum und inseriert am Rudiment des IX. Sternum (Abb. 13 bis 15, 37, 38). Das IX. Sternum wird bei seiner Kontraktion gehoben.

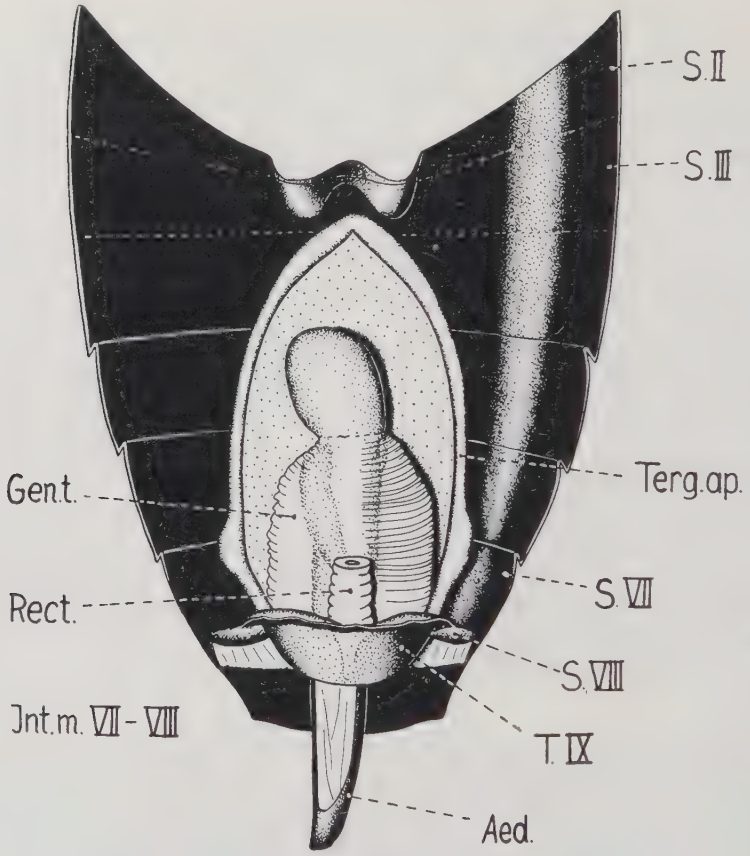

Abb. 4. *Harpalus pubescens* Müll. Dorsaleinblick in das Abdomen, Aedoeagus etwas protrahiert.

Morphologie des Kopulationsapparates

Auf der im Apophysenring befindlichen Membran entspringt im cranialen Drittel eine dünne Haut, die morphologisch als Intersegmentalmembran zwischen den Sterna VIII und IX zu werten ist (Abb. 36).

Diese Haut zieht zum caudalen Rand des VIII. Sternum und stellt die ventrale Basis der Genitaltasche dar. Am Hinterrand des IX. Sternum und an der ventral des Darmes gelegenen Hautfalte setzt dorsal die Genitaltasche an. Sie zieht zum Basalteil des Aedoeagus, der in dieser Tasche liegt. Die Phallobasis ist nicht sklerotisiert, stellenweise jedoch sehr stark gefaltet (Abb. 9). Der säbelförmige, stark sklerotisierte Aedoeagus ist an seiner Basis vor dem Ansatz der Genitaltasche blasig aufgetrieben. In diesen blasigen Teil mündet der Ductus ejaculatorius (Abb. 17). Der Aedoeagus selbst liegt in seiner Längsachse um 90° nach links gedreht in der Genitaltasche. In dem stark gefalteten Abschnitt der Phallobasis befinden sich die Parameren. Sie sind stark sklerotisierte Teile der Phallobasis (Abb. 17) und inserieren gelenkig an einem entsprechenden zahnförmigen Vorsprung (Abb. 28) der ventralen Basis des Aedoeagus.

Die Parameren sind fast dreieckig gestaltet, leicht gewölbt und erreichen etwa ein Viertel der Länge des Begattungsorgans. Die rechte Paramere ist etwas länger als die linke. Der ventral in die blasenförmige Basis des Aedoeagus eintretende Ductus ejaculatorius geht in den Endophallus über. Letzter mündet etwas seitlich auf der Ventralseite des Exophallus in seinem letzten Viertel nach außen. Etwa in der Mitte seiner Länge trägt der Endophallus auf der Innenseite auf einem sklerotisierten Höcker einen kräftigen nach hinten gerichteten Haken (Abb. 18).

Die Muskulatur des Genitoanalkomplexes

Der Bewegung der Genitalien und des Rektum dienen folgende Muskeln:

M. phallobasicus

Dieses dem basalen Aedoeagusteil eng anliegende, breite Muskelband inseriert am lateralen Rand beider Parameren, so daß diese bei seiner Kontraktion adduziert werden (Abb. 10, 13—15, 17, 18, 27, 28, 32, 34, 35).

M. tergoapodemo-phallobasicus major

Er besteht aus einem asymmetrischen Paar kräftiger, fächerförmiger Bänder, die als Retractoren und Rotatoren des Aedoeagus dienen (Abb. 16, 19, 20, 24, 25, 27, 29—37). Der Ursprung liegt dorsal auf dem cranialen Drittel des Tergoapodemalringes und die Insertion an der häutigen Phallobasis, zum Teil auch an den Parameren.

M. tergoapodemo-pallobasicus minor

Dieser nur linksseitig vorhandene Strang hat die Aufgabe, die Basis des Aedoeagus nach links zu ziehen, er nimmt weiterhin an der Retraktion des Begattungsorganes teil. Sein Ursprung liegt dorsal auf der linken Hälfte des Tergoapodemalringes, seine Insertion ebenfalls an der Phallobasis (Abb. 8—10, 13—16, 25—27, 29).

M. tergoapodemo-phallobasicus medialis

Dieser Muskel ist sehr lang und hat die gleiche Funktion wie der große tergoapodemo-phallobasale Muslkel. Er ist unpaarig und zieht unter dem M. phb. hindurch zur linken Paramere, an deren Abduktion er beteiligt sein kann. Der Ursprung befindet sich dorsal auf dem cranialen Ende des Tergoapodemalringes (Abb. 25, 27).

M. urosterno-tergoapodemalis

Der aus einem Paar langer Bänder bestehende Muskel fungiert als Depressor und Protractor des Tergoapodemalringes. Bei einseitiger Kontraktion kann auch eine Seitwärtsbewegung des Ringes hervorgerufen werden. Der Strang inseriert am cranialen Spitzendrittel des ringförmigen Tergalapodemes, sein Ursprung befindet sich lateral am Vorderrand des VIII. Sternum (Abb. 8—12, 19, 20, 29).

M. urotergo-phallobasicus superior

Der obere tergo-pallobasale Muskel zieht als kräftiges, unpaariges Band diagonal über die Genitaltasche hinweg und inseriert an der Basis der rechten Paramere, während sich der Ursprung rechts am IX. Tergum, an der Basis des Tergoapodemalringes befindet (Abb. 8—10, 13—15, 29—37). Er dient als Protractor und Rotator des Aedoeagus.

M. urotergo-phallobasicus inferior

Der Muskel verläuft parallel zu dem vorigen, jedoch liegt er ventral der Genitaltasche. Er kann als Synergist zu vorigem an der Protraktion oder als dessen Antagonist an der Rotation des Aedoeagus teilnehmen. Sein Ursprung liegt ventral vom oberen tergo-phallobasalen Muskel und seine Insertion an der Basis der linken Paramere (Abb. 10, 36, 37).

M. urotergo-phallicus medialis

Dieser Muskel ist auf der linken Seite sehr kräftig ausgebildet, auf der rechten aber wegen der gedrehten Lage des Aedoeagus in einzelne, kleine Bündel aufgelöst (Abb. 9, 10, 13, 14, 29—36). Er dient zum Retrahieren und Festhalten der Genitaltasche, auf der sich dorsal seine Ansatzstelle befindet. Seinen Ursprung hat er auf dem gesamten medialen Teil des Tergum IX.

M. urotergo-phallicus lateralis

Eine zweiköfpige Insertion zeichnet diesen kurzen Muskel aus, der die gleiche Funktion wie voriger besitzt. Er setzt lateral an der Genitaltasche an und nimmt seinen Ursprung auf der Basis des Tergoapodemalringes (Abb. 9, 10, 13—15, 29—31).

M. urotergo-phallicus dexter et sinister

Diese kurzen und schwachen Bündel entspringen dorsomedial auf dem Tergoapodemalring und wirken ebenfalls an der Fixierung und Bewegung der zarten Genitaltaschenwand mit. Der linke inseriert lateral an der Genitaltasche, der rechte mehr cranial an derem stark gefalteten Teil (Abb. 8—10, 16, 25, 29, 30).

M. phallobaso-phalloapodemalis

An der Basis der Parameren inseriert dieser kurze und kräftige Muskel. Er hat die Funktion eines Abductors der Parameren und nimmt seinen Ursprung am blasenförmigen Basalteil des Aedoeagus (Abb. 5—10, 13—15, 17—20, 24, 25, 27—35).

M. phalloapodemalis internus

In Form einer Intima kleidet dieser ringförmige Muskel den aufgetriebenen Basalteil des Aedoeagus aus (Abb. 18, 29—33). Er kann bei seiner Kontraktion den Druck der Körperflüssigkeit im Inneren des Begattungsorgans erhöhen, was zur Protraktion des Endophallus führt.

M. phalloapodemo-endophallicus

Die Insertion am Endophallus, etwa in der Mitte seiner Länge, und der mehrköpfige Ursprung an der Innenwand des blasenförmigen Basalteiles vom Aedoeagus weisen diesen Muskel als Endophallus-Retractor aus. Er verläuft in Längsrichtung durch den Raum, der von der Wand des Exo- und Endophallus gebildet wird (Abb. 18, 29—34).

Neben diesen für den Ablauf der Kopulation verantwortlichen Muskeln existieren bei dieser Art noch folgende Rektalmuskeln:

M. phallo-rectalis

Dieser kurze und unpaarige Längsmuskel setzt an der ventralen Biegungsstelle des S-förmig gekrümmten Enddarmes an und hat seinen Ursprung auf dem dorsomedialen Teil der Genitaltasche (Abb. 8, 9, 30). Er dient zum Festhalten der Genitaltasche und des Rektum.

M. urotergo-rectalis superior

Der Bewegung und Fixierung des Enddarmes dient dieses asymmetrische Paar kurzer Transversalmuskeln, deren Ursprung sich lateral auf der Basis des Tergoapodemalringes befindet und die seitlich an der dorsalen Biegungsstelle des Rektum ansetzen (Abb. 8, 30, 32—36).

M. urotergo-rectalis inferior

Ähnlich wie bei dem vorigen sind die Funktion und der Ursprung dieses Muskelpaares. Die Ansatzstelle liegt aber an der ventralen Biegungsstelle des Darmes (Abb. 9, 30, 32—36).

Die sehr großen, blasenförmigen Analdrüsen, die beiderseits neben der Genitaltasche liegen, sind außen von einer dünnen Muskelschicht umgeben, die eine Kontraktion und Entleerung dieser „Drüsen" ermöglicht. Die Ausführgänge münden seitlich in der Intersegmentalhaut zwischen dem T. VIII und T. IX nach außen. Der Ductus trägt kurz vor der Mündung nach außen dorsal einen kurzen Längsmuskel, der möglicherweise einen eigenartigen Schließmuskel darstellt (Abb. 7, 39, 40).

Liste der Muskeln des Abdomens und des Genitoanalkomplexes von *Harpalus pubescens* Müll. und der für sie verwendeten Abkürzungen

1. M. antecosta-antecostalis uronotum medialis (M. antec. uron. med.)
2. M. antecosta-antecostalis uronotum lateralis (M. antec. uron. lat.)
3. M. uronoto-antecostalis (M. uron. antec.)
4. M. antecosta-antecostalis urosterni (M. antec. urost.)
5. M. urosterno-antecostalis (M. urost. antec.)
6. M. pleuro-antecostalis (M. pl. antec.)
7. M. urotergo-sternalis (M. urot. st.)
8. M. sterno-pleuralis (M. st. pl.)
9. M. urosterno-antecostalis externus (M. urost. antec. ext.)
10. M. urosterno-tergoapodemalis (M. urost. terg. ap.)
11. M. urotergo-phallobasicus superior (M. urot. phb. sup.)
12. M. urotergo-phallobasicus inferior (M. urot. phb. inf.)
13. M. urotergo-rectalis superior (M. urot. rect. sup.)
14. M. urotergo-rectalis inferior (M. urot. rect. inf.)
15. M. urotergo-phallicus medialis (M. urot. ph. med.)
16. M. urotergo-phallicus lateralis (M. urot. ph. lat.)
17. M. tergoapodemo-phallobasicus major (M. terg. ap. phb. maj.)
18. M. tergoapodemo-phallobasicus minor (M. terg. ap. phb. min.)
29. M. tergoapodemo-phallobasicus medialis (M. terg. ap. phb. med.)
20. M. tergoapodemo-phallicus dexter (M. terg. ap. ph. dext.)
21. M. tergoapodemo-phallicus sinister (M. terg. ap. ph. sin.)
22. M. phallobasicus (M. phb.)
23. M. phallobaso-phalloapodemalis (M. phb. ph. ap.)
24. M. phallo-rectalis (M. ph. rect.)
25. M. phalloapodemo-endophallicus (M. ph. ap. endoph.)
26. M. phalloapodemalis internus (M. ph. ap. int.)
27. M. ducti glandianalis (M. duct. gl.)

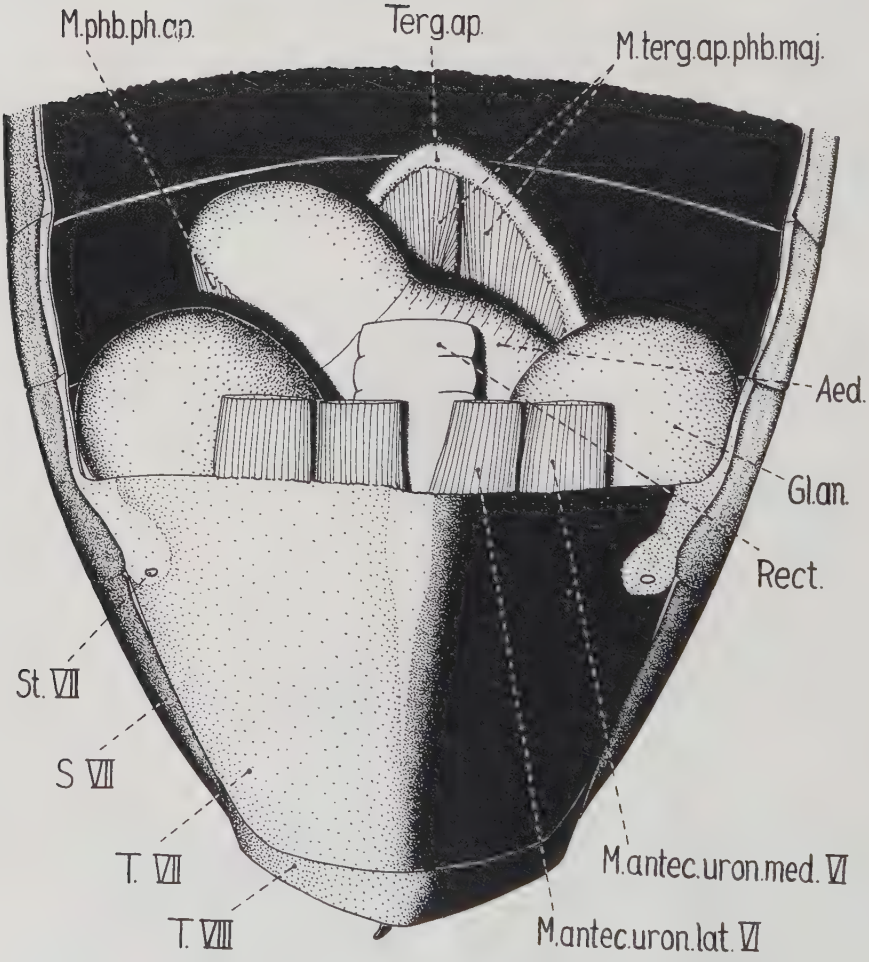

Abb. 5. *Harpalus pubescens* Müll. Dorsaleinblick in das Abdomen nach Entfernung der Terga I—VI.

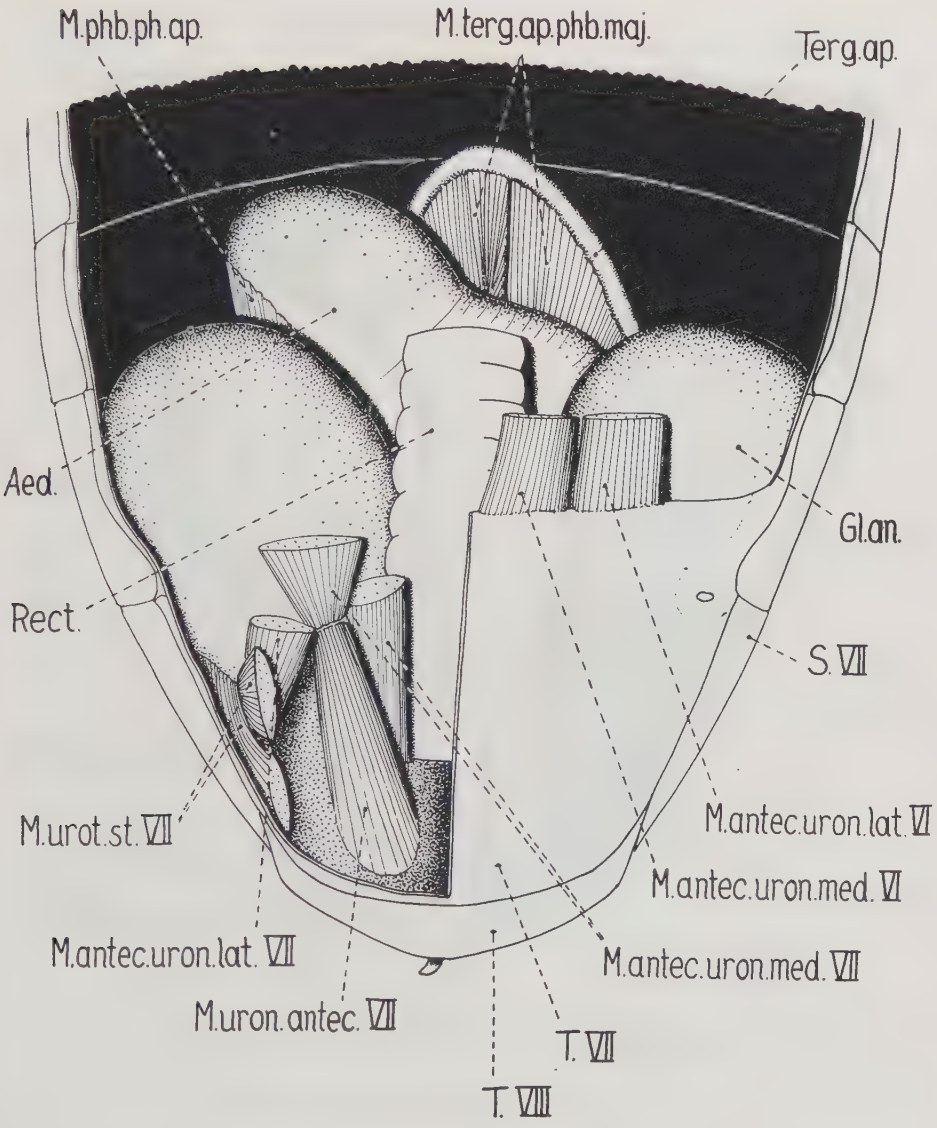

Abb. 6. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 5, jedoch auch die linke Hälfte des Tergum VII entfernt.

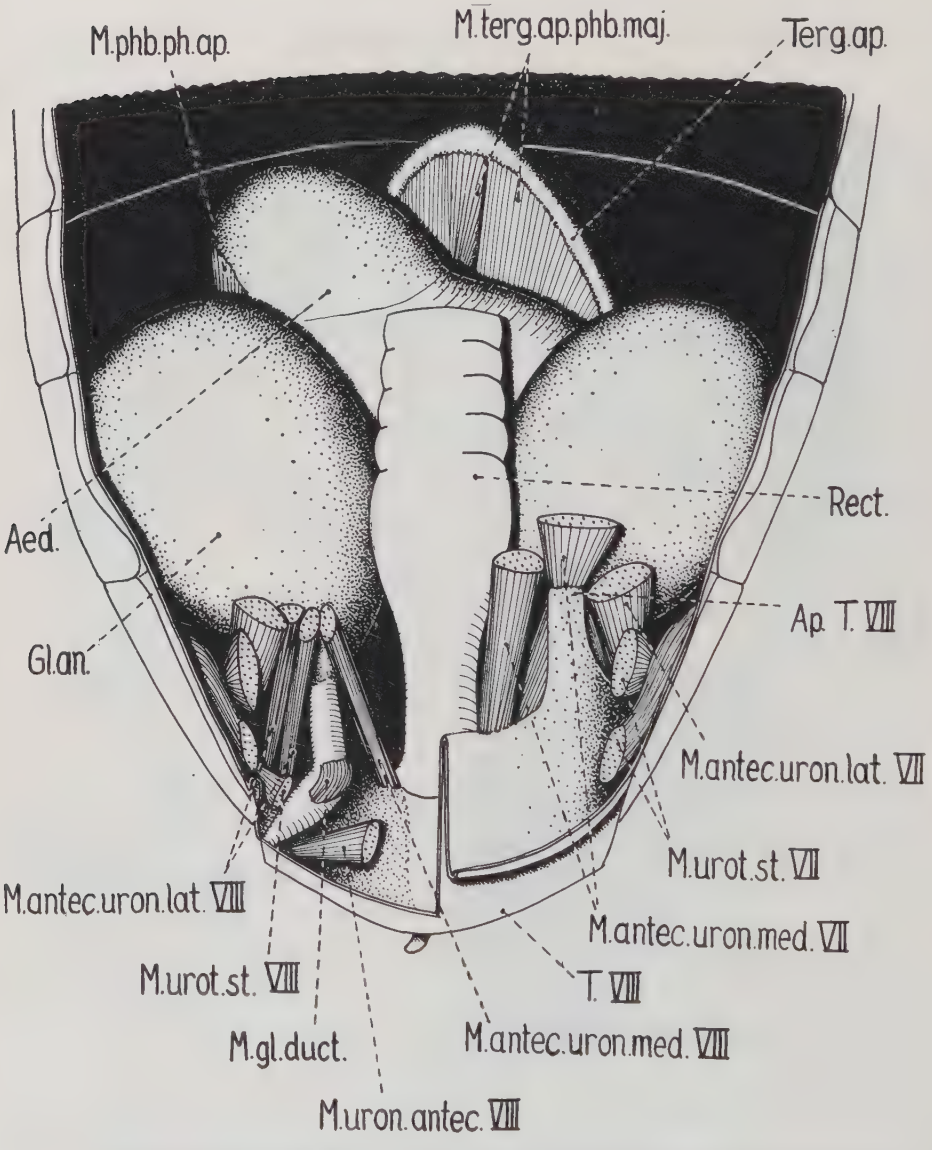

Abb. 7. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 6, aber Tergum VII völlig und VIII zur Hälfte abgetragen.

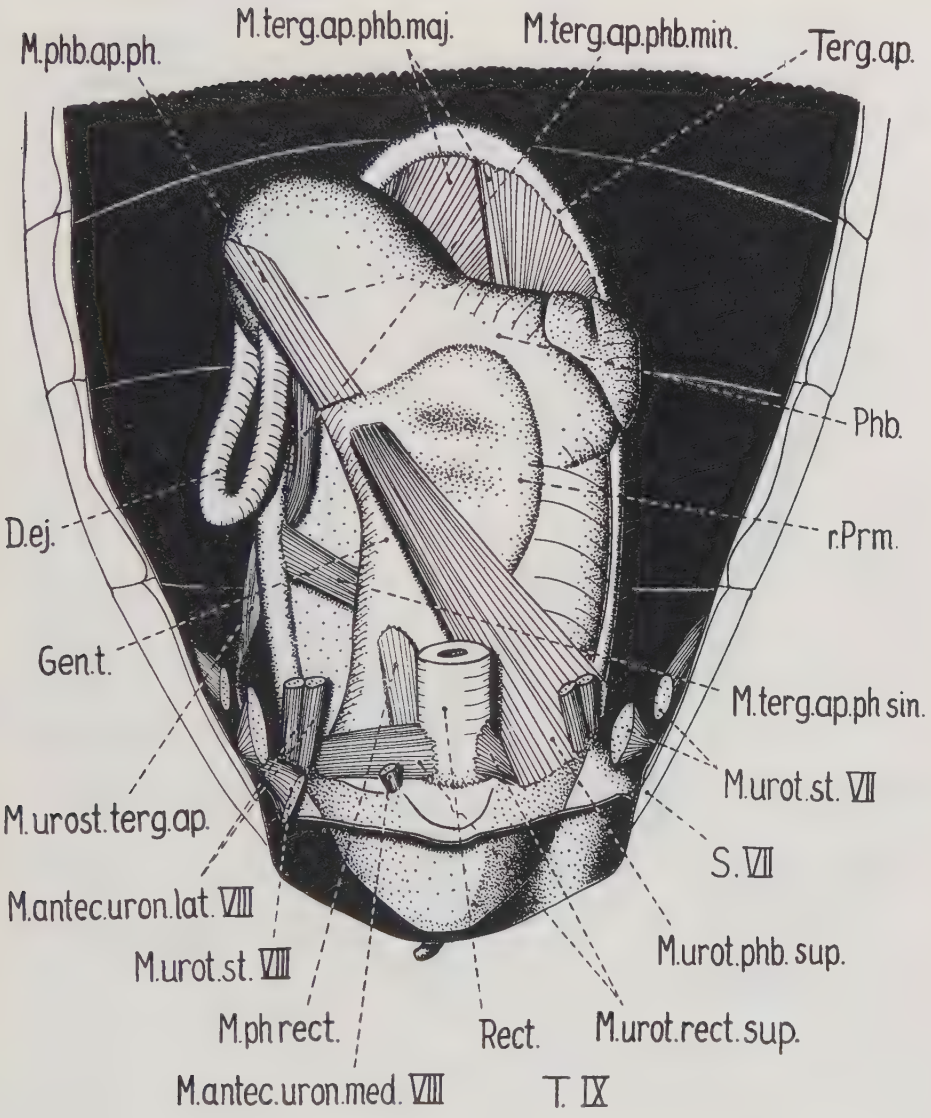

Abb. 8. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 7, Tergum VIII jedoch völlig entfernt. Die am IX. Tergum ansetzenden Muskeln zum Teil abgetragen.

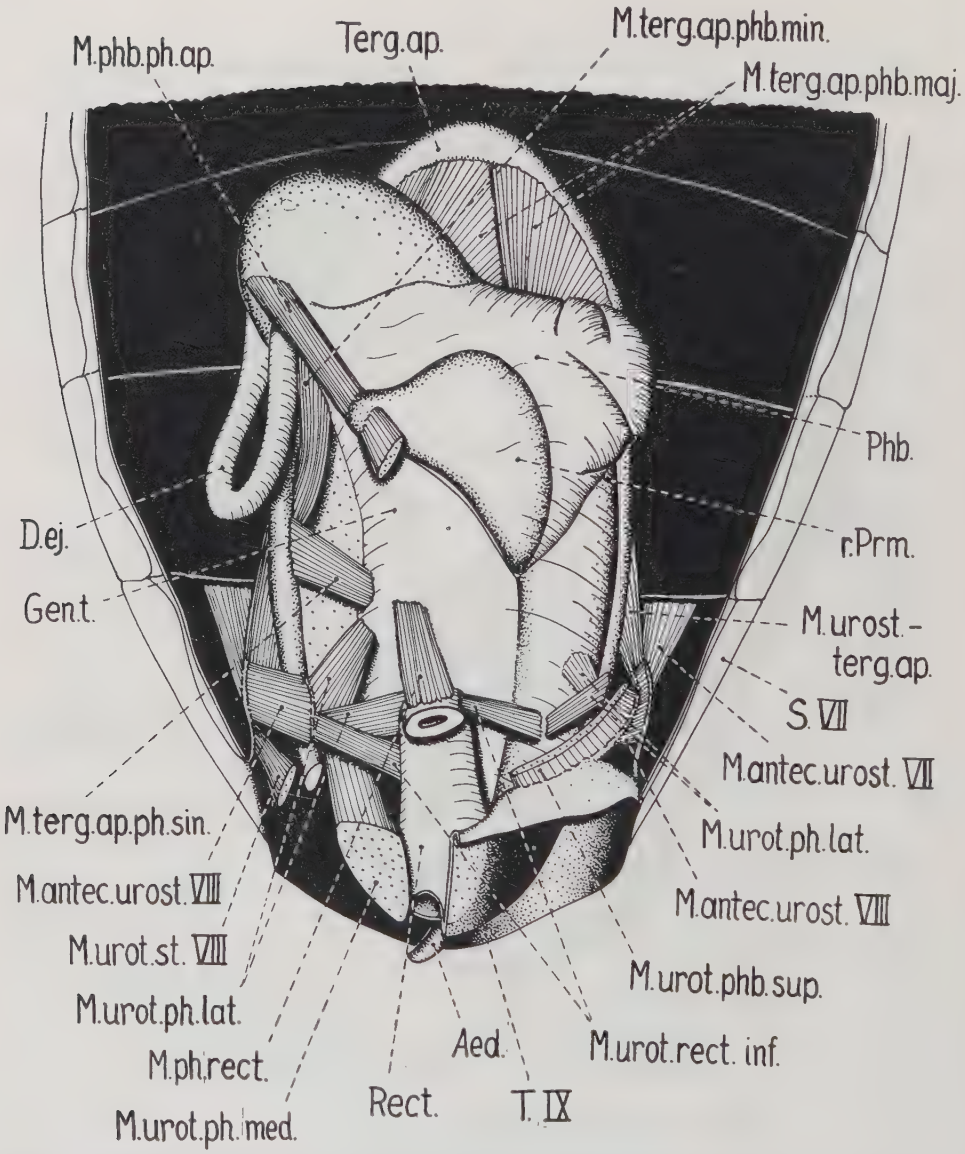

Abb. 9. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 8, jedoch Tergum IX zur Hälfte entfernt. Ebenso wurden die dorsale Biegungsstelle des Darmes und der mittlere Teil des M. urot. phb. sup. abgetragen.

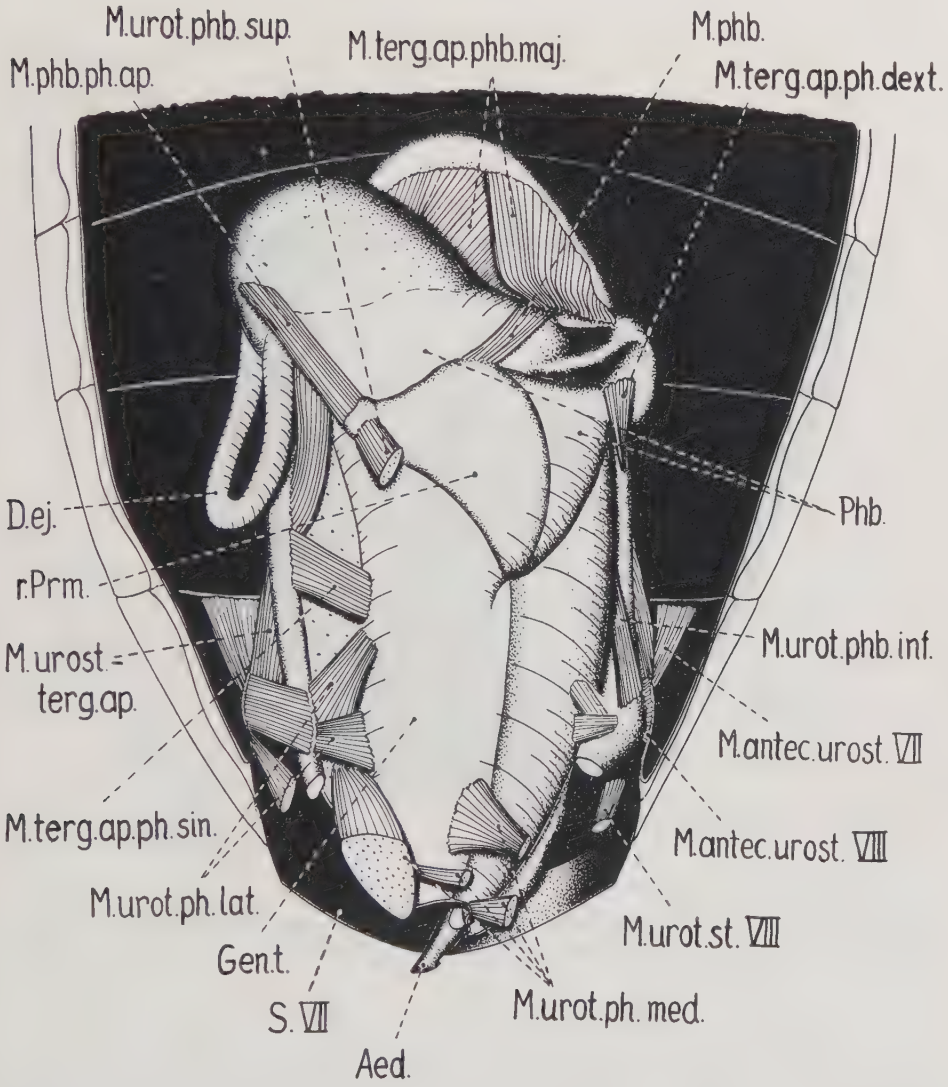

Abb. 10. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 9, jedoch die Rektalmuskulatur, das Rektum und das ganze IX. Tergum weggelassen. Der faltige Teil der Phallobasis etwas auseinandergezogen.

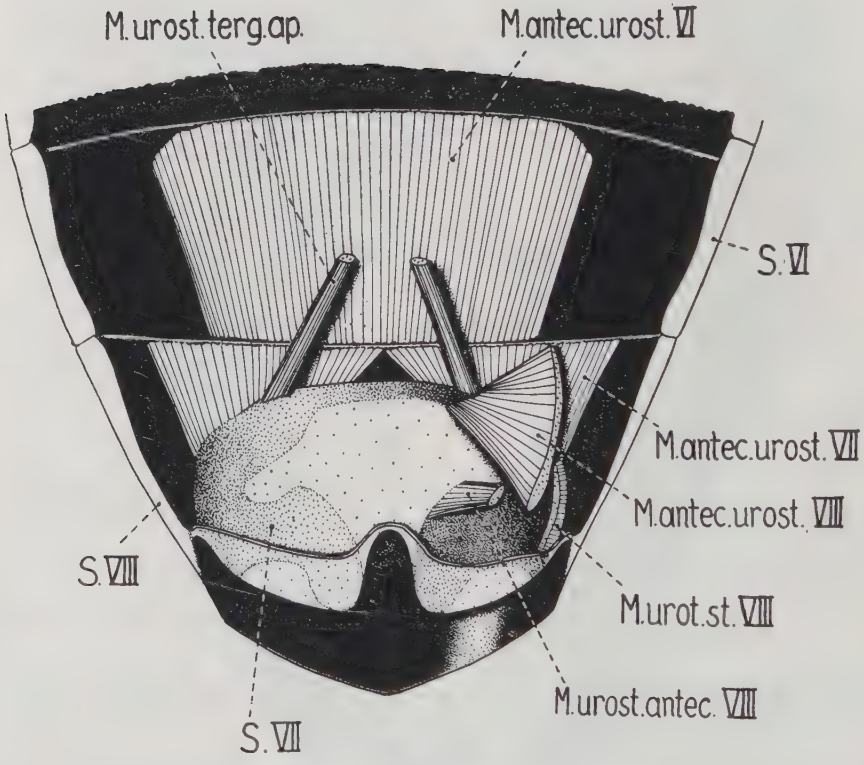

Abb. 11. *Harpalus pubescens* Müll. Dorsaleinblick in das Ende des Abdomens mit den Muskeln der Sterna VI bis VIII.

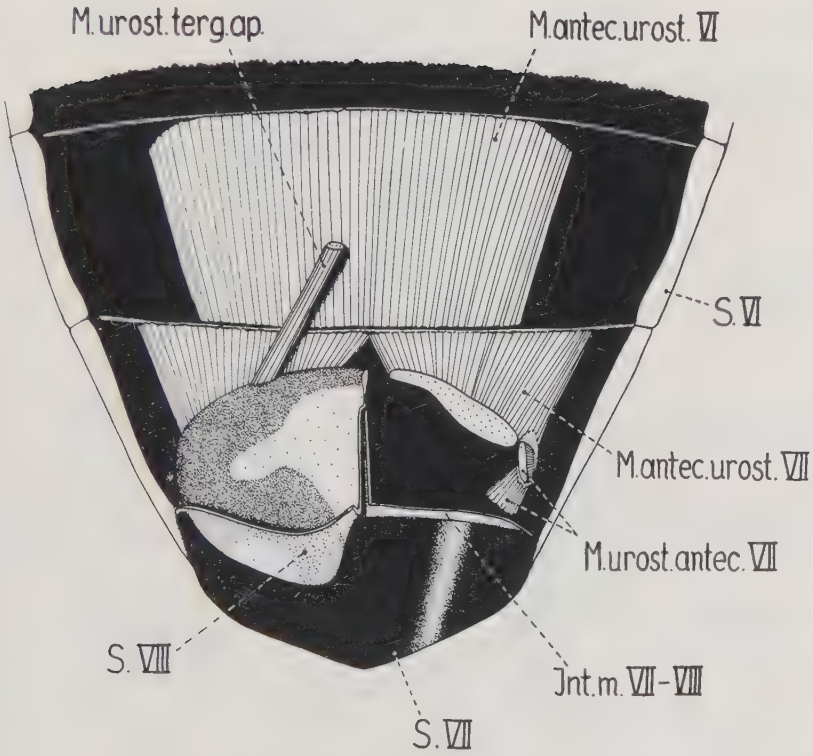

Abb. 12. *Harpalus pubescens* Müll. Das gleiche wie Abb. 11, jedoch ein Teil des Sternum VIII entfernt.

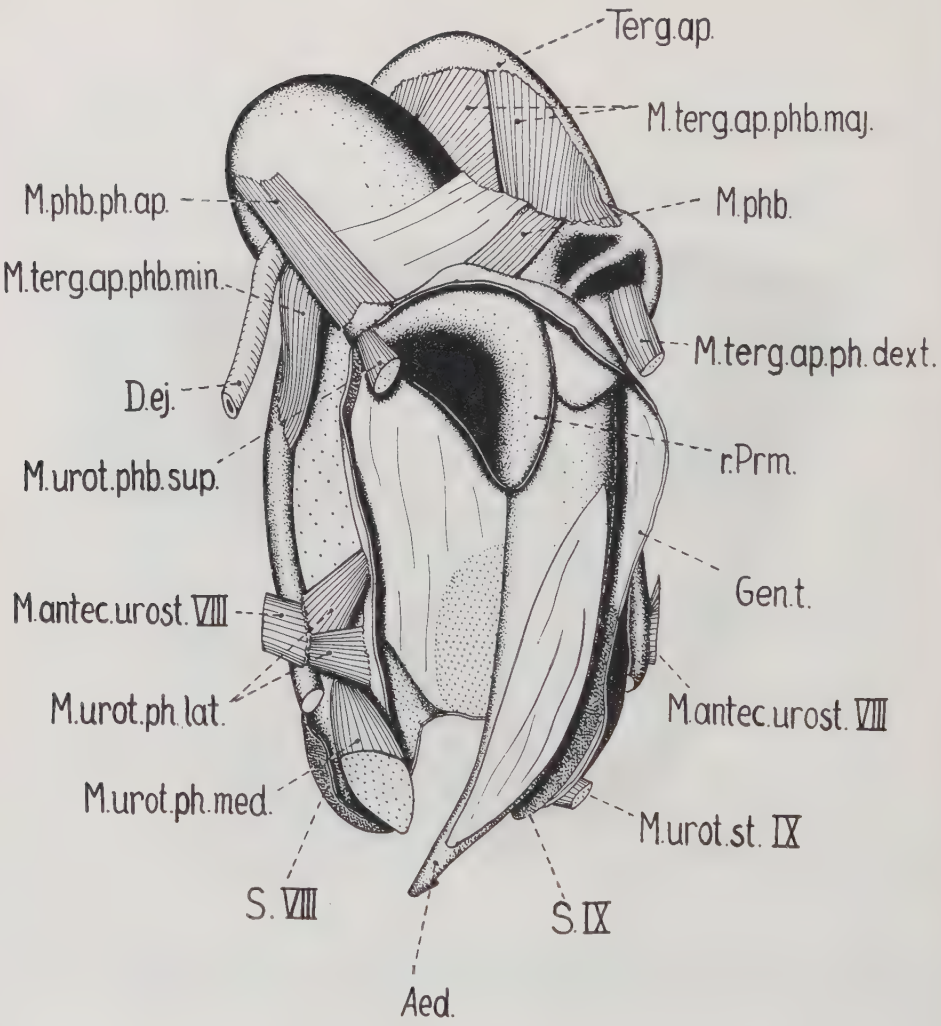

Abb. 13. *Harpalus pubescens* Müll. Dorsalansicht des auf dem Tergalapodem liegenden Kopulationsapparates. Die Genitaltasche von oben geöffnet und zum Teil entfernt.

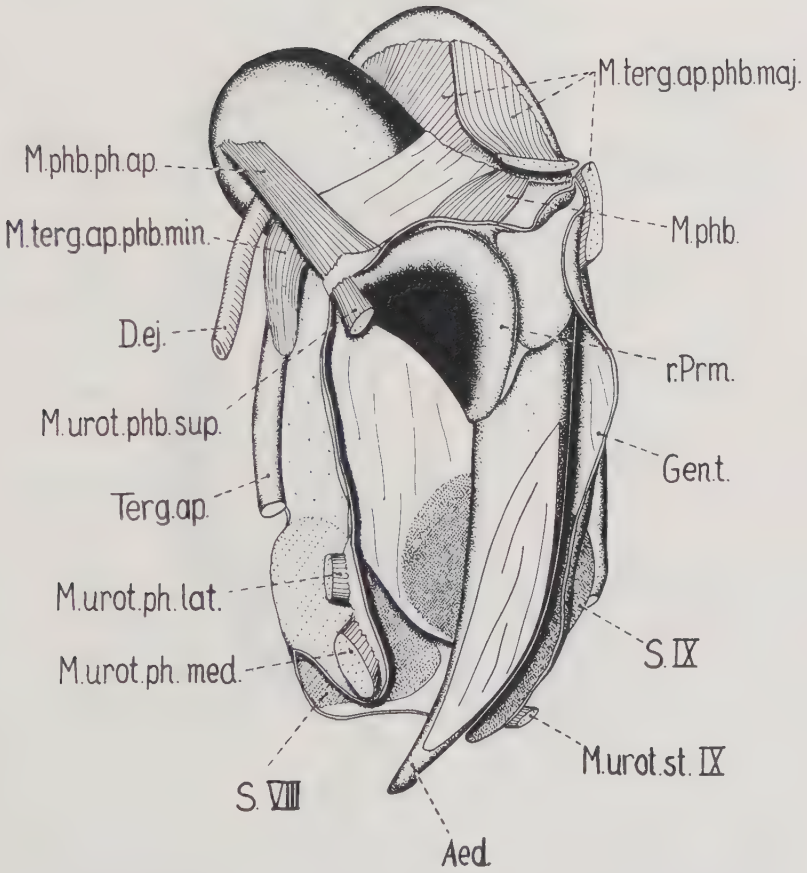

Abb. 14. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 13, jedoch ein Stück des Tergoapodemalringes und ein weiterer Abschnitt der Genitaltasche weggenommen.

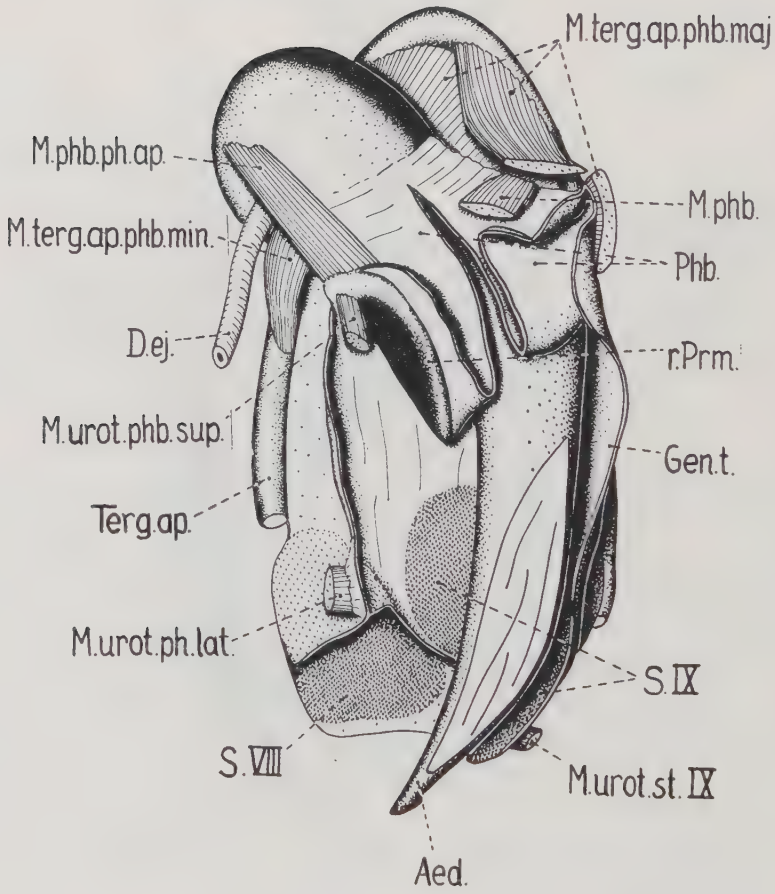

Abb. 15. *Harpalus pubescens* MÜLL. Wie Abb. 14, aber die Phallobasis aufgeschnitten und ein weiteres Stück der Genitaltasche entfernt.

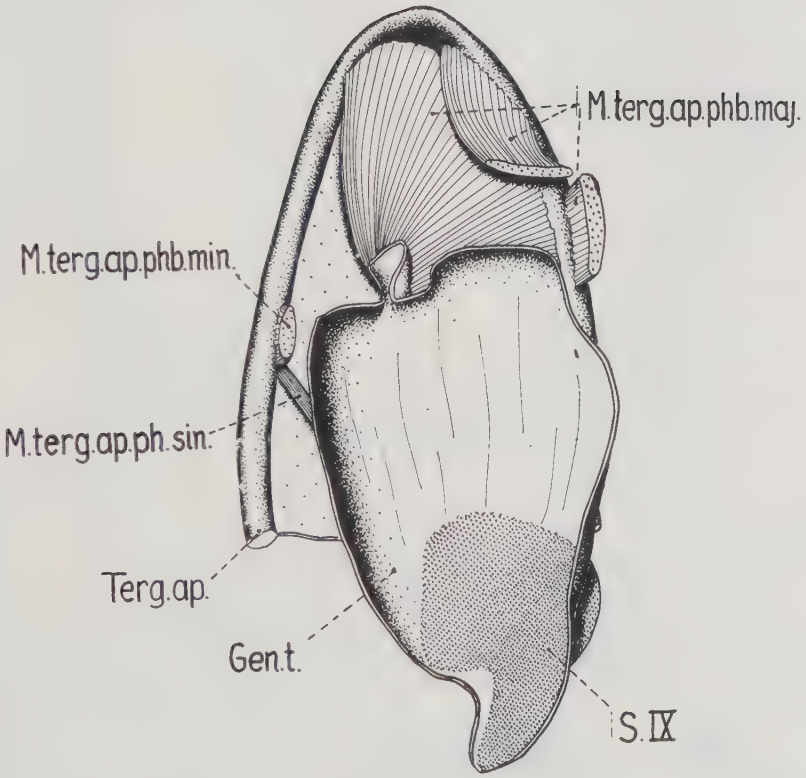

Abb. 16. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 15, jedoch ohne Aedoeagus und die Phallobasis.

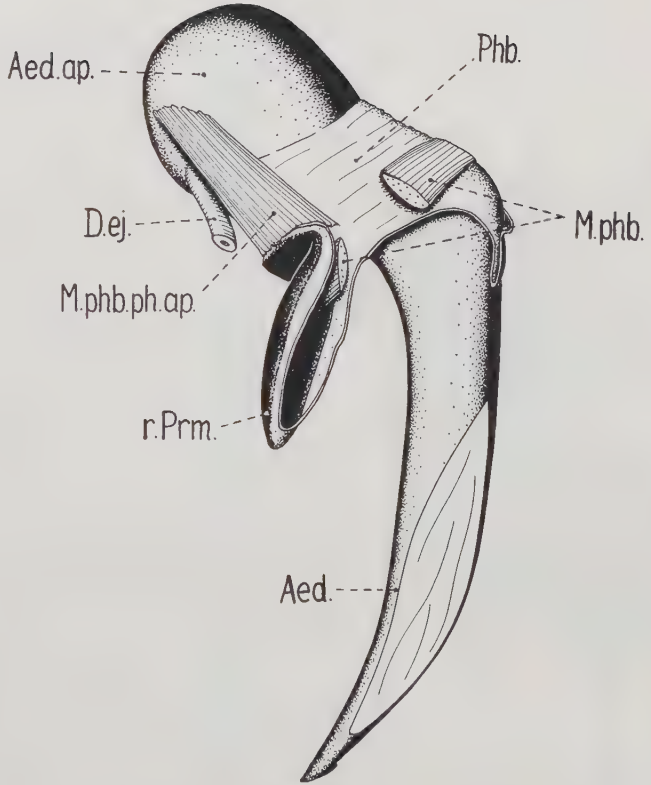

Abb. 17. *Harpalus pubescens* Müll. Dorsalansicht des Aedoeagus mit einem Teil der Phallobasis.

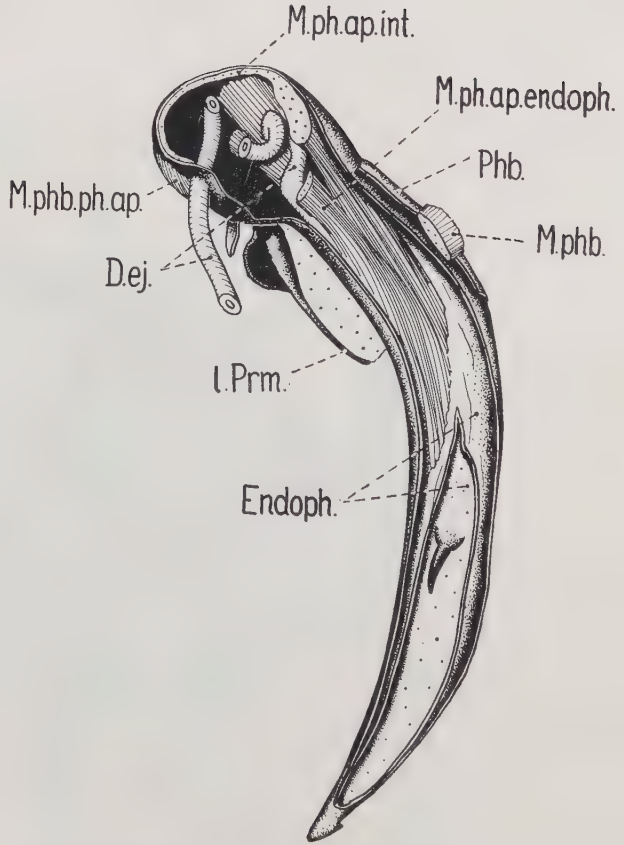

Abb. 18. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 17, rechte Paramere und Phallobasis jedoch entfernt und Aedoeagus tangential angeschnitten.

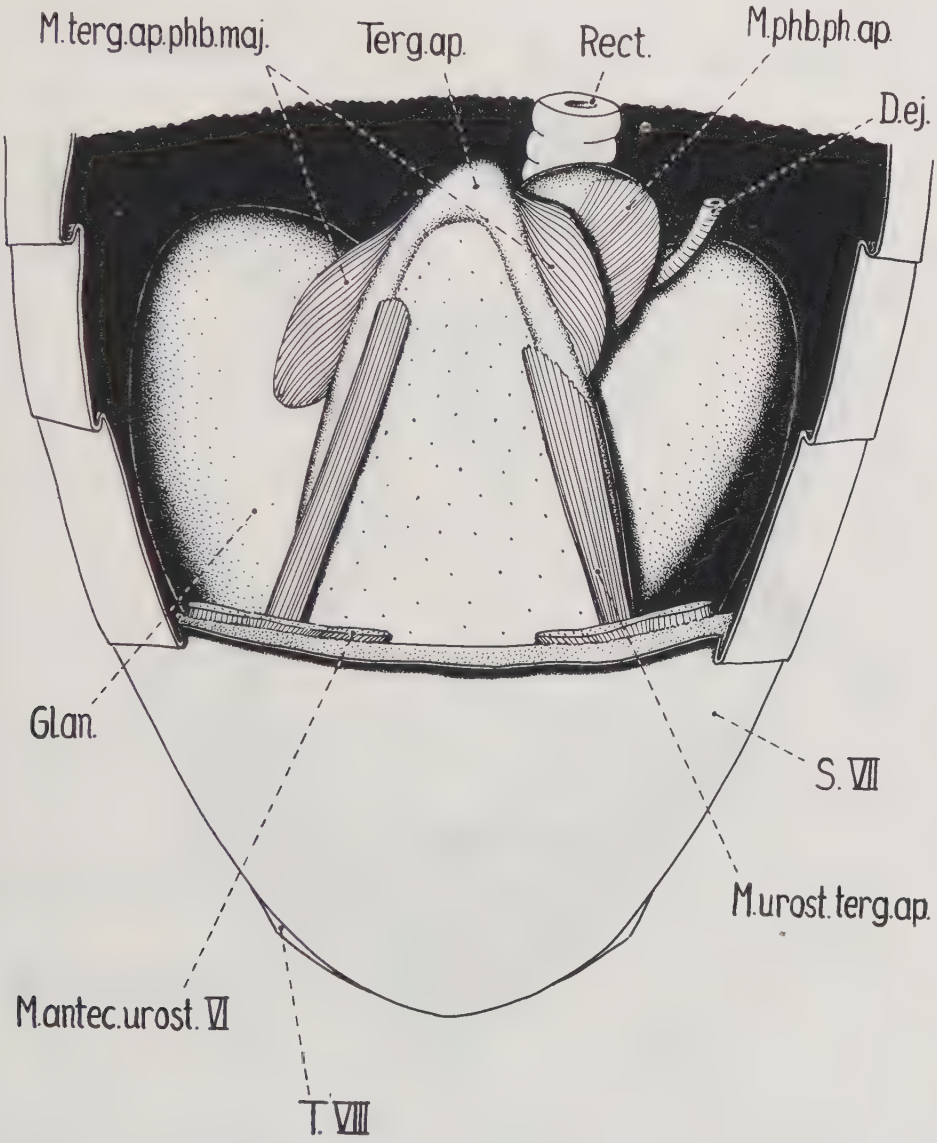

Abb. 19. *Harpalus pubescens* Müll. Ventraleinblick in den hinteren Teil des Abdomens. Die Sterna I bis VI wurden entfernt.

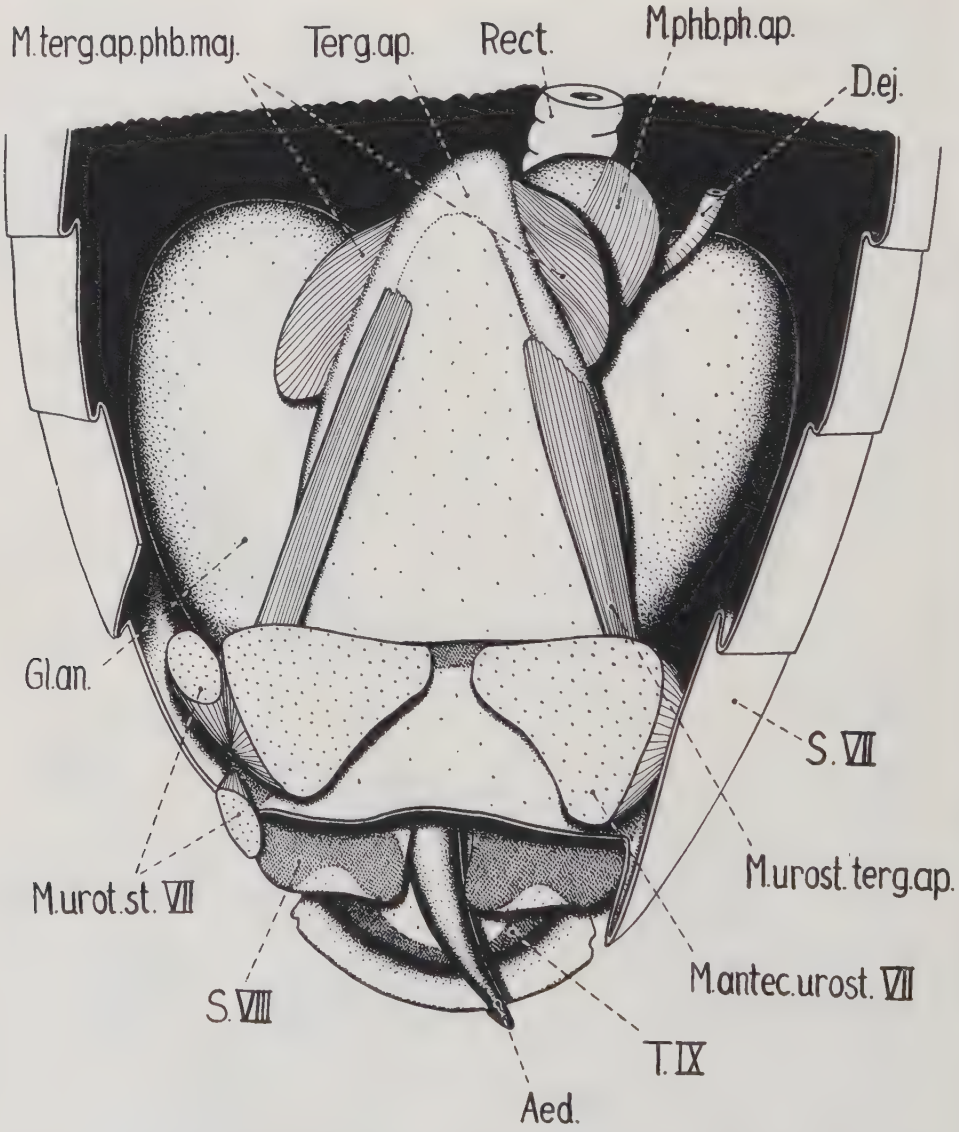

Abb. 20. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 19, jedoch auch Sternum VII zum größten Teil weggenommen.

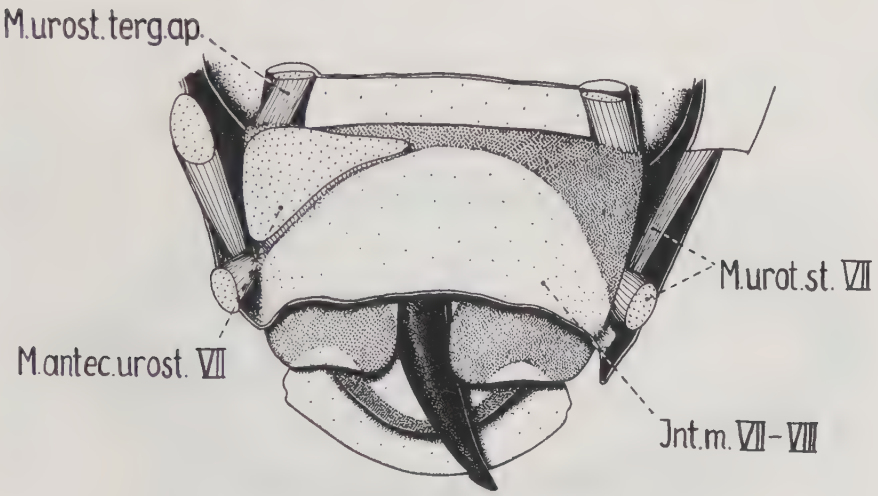

Abb. 21. *Harpalus pubescens* Müll.

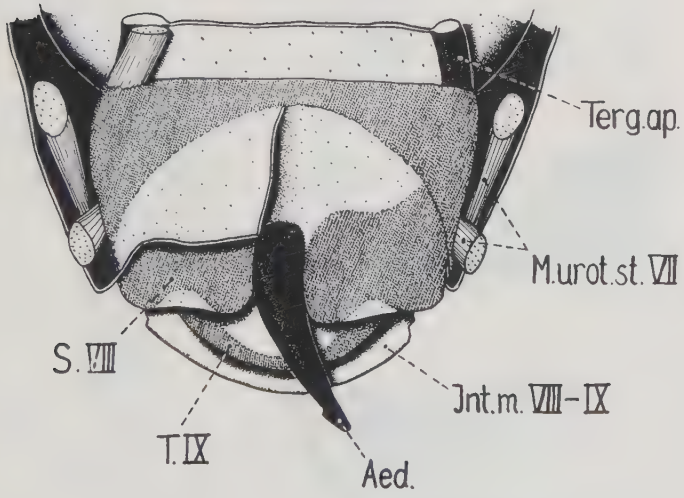

Abb. 22. *Harpalus pubescens* Müll.

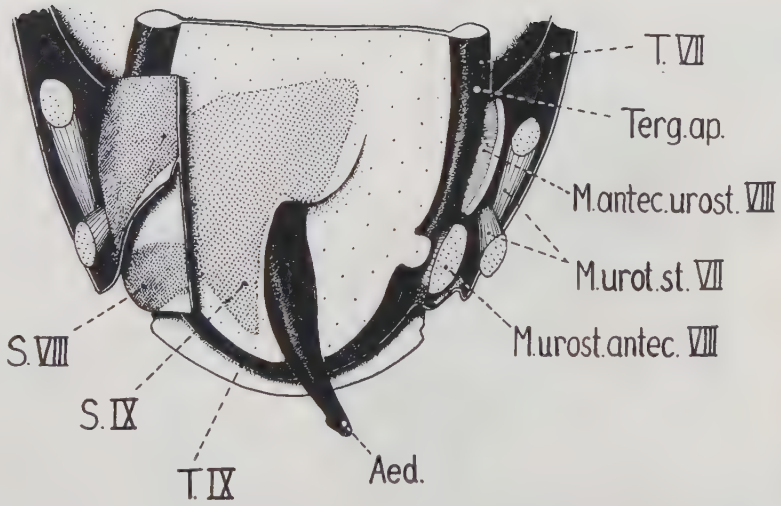

Abb. 23. *Harpalus pubescens* MÜLL. Die Abb. 21, 22 und 23 zeigen die Ventralansicht des Abdominalendes bei weiterer, schrittweiser Abtragung des Sternum VIII.

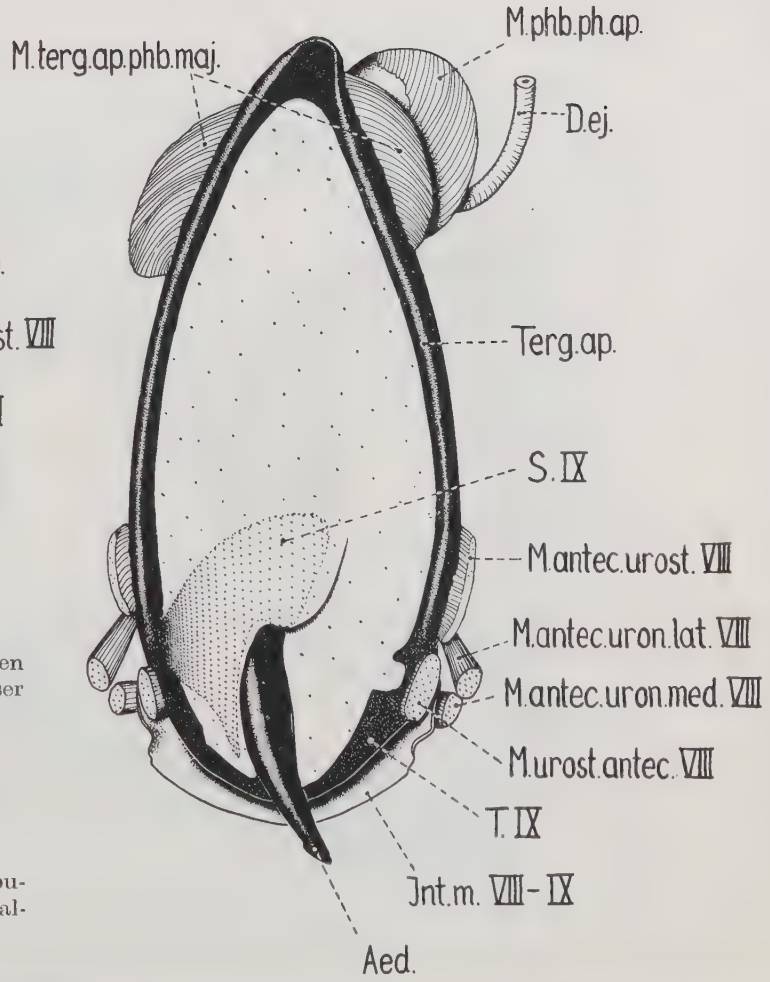

Abb. 24. *Harpalus pubescens* MÜLL. Ventralansicht des Kopulationsapparates und des unter ihm liegenden Tergoapodemalringes.

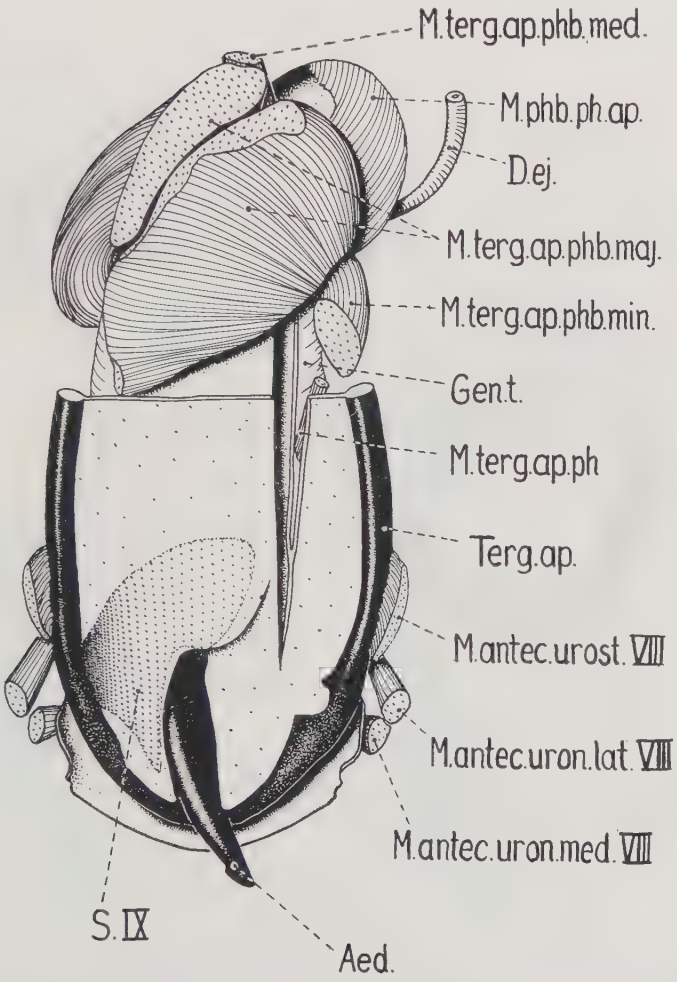

Abb. 25. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 24, jedoch die vordere Hälfte des Tergoapodemalringes entfernt.

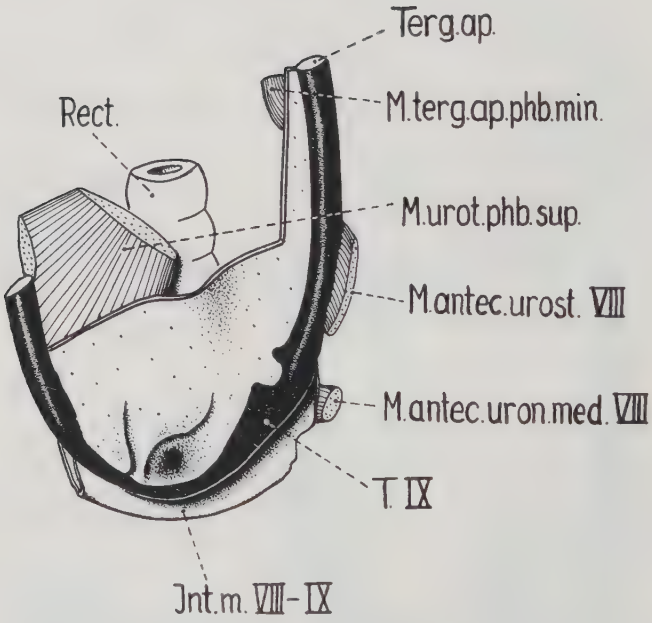

Abb. 26. *Harpalus pubescens* Müll. Caudaler Teil des Tergoapodemalringes nach Entfernung des Aedoeagus.

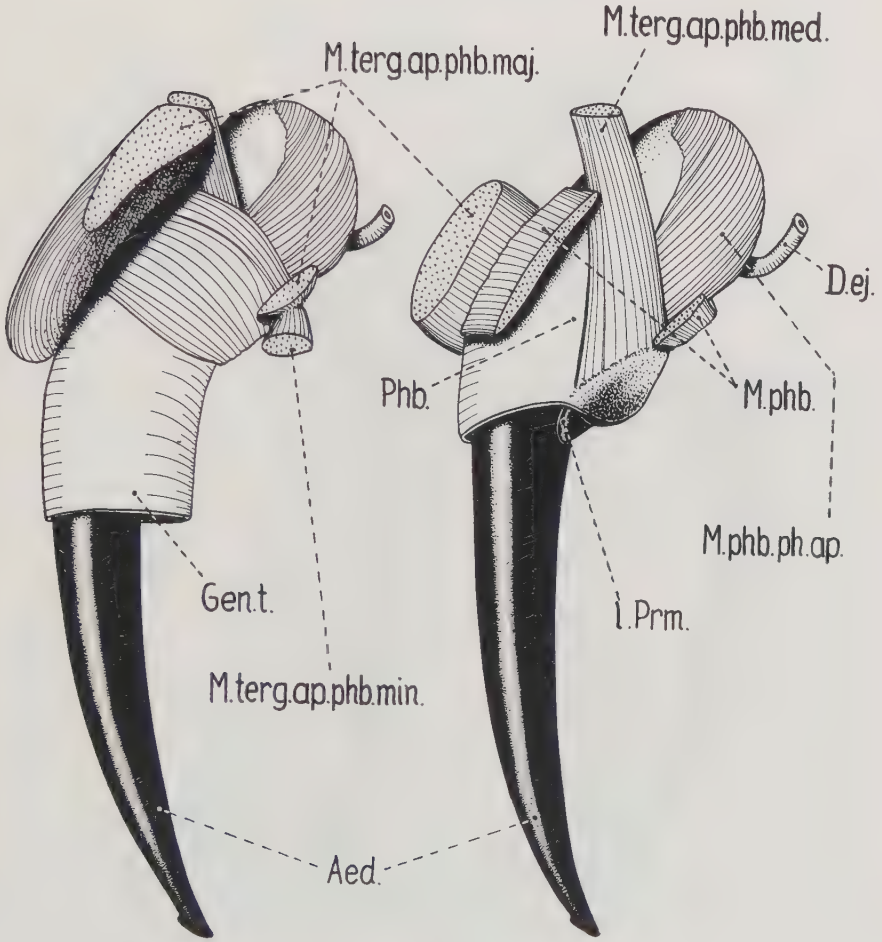

Abb. 27. *Harpalus pubescens* Müll. Ventralansicht des Aedoeagus mit der Phallobasis. Auf dem rechten Bild wurden der M. terg. ap. phb. maj. und der M. phb. sowie der caudale Teil der Genitaltasche abgenommen.

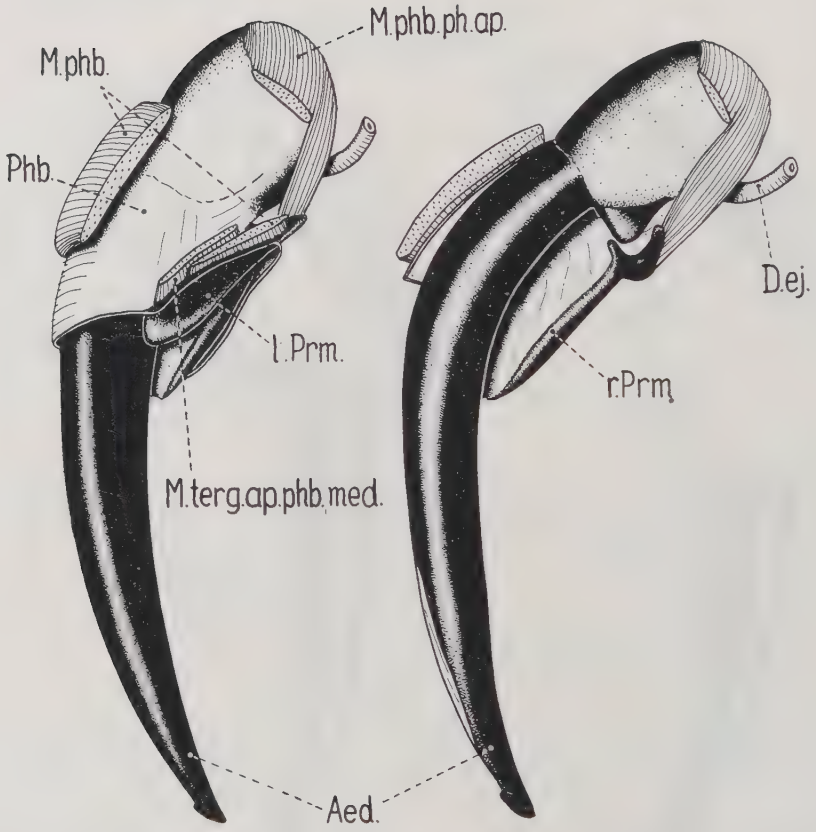

Abb. 28. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 27, jedoch nach weiterer Abtragung einzelner Muskeln und Teilen der Phallobasis.

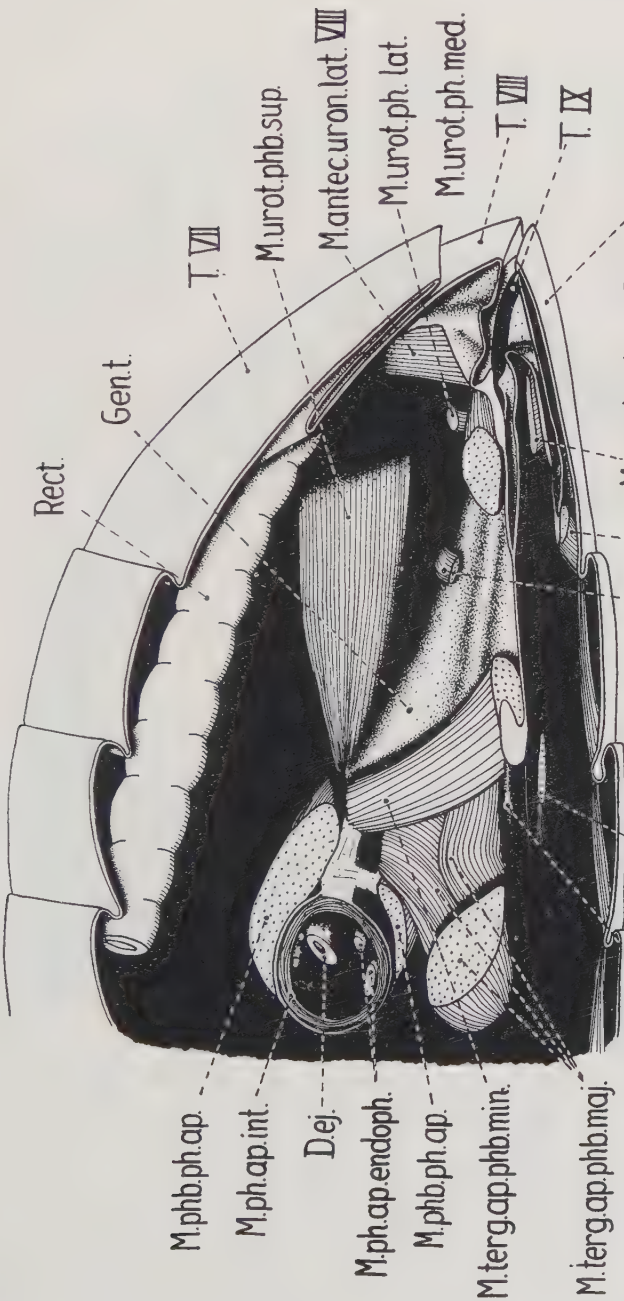

Abb. 29. *Harpalus pubescens* Müll. Lateraleinblick in das Abdomen, bei dem durch einen Sagittalschnitt das linke Drittel abgetrennt wurde.

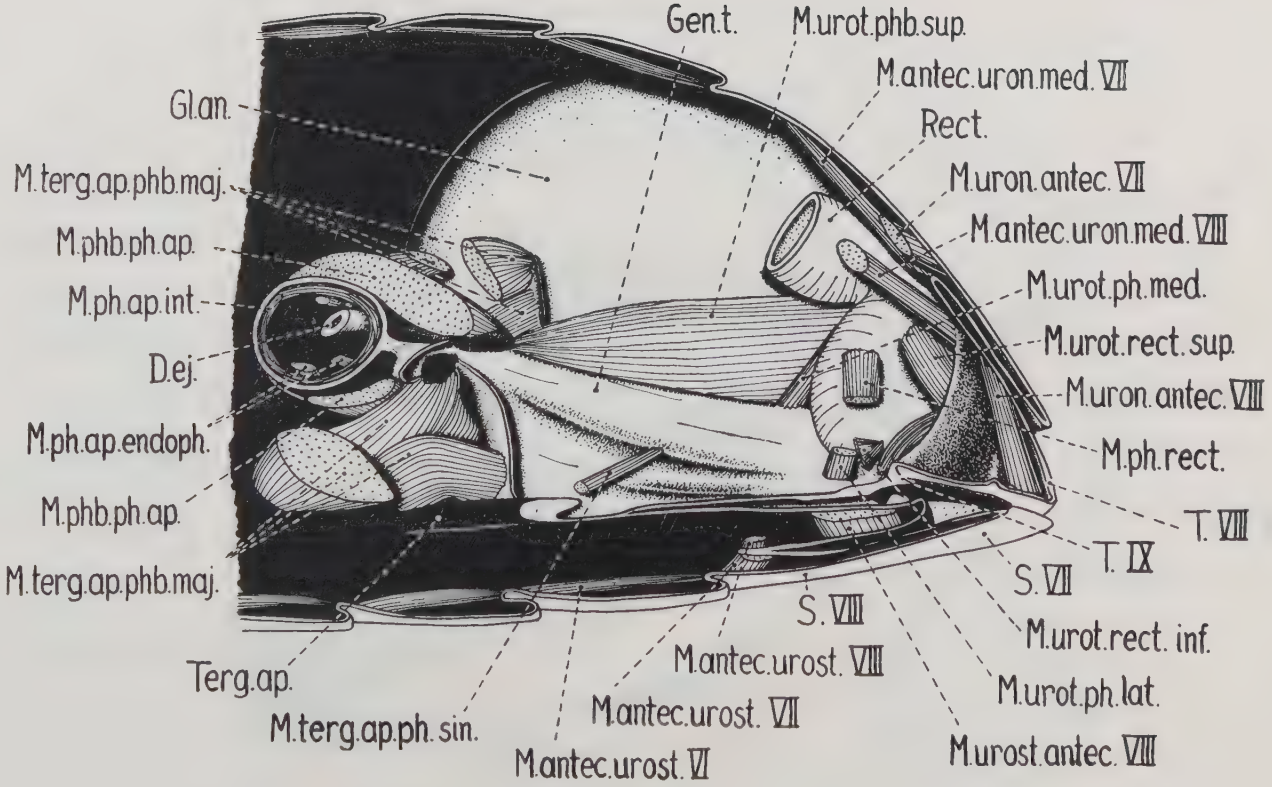

Abb. 30. *Harpalus pubescens* MÜLL. Wie Abb. 29, Sagittalschnitt aber weiter rechts durchgeführt.

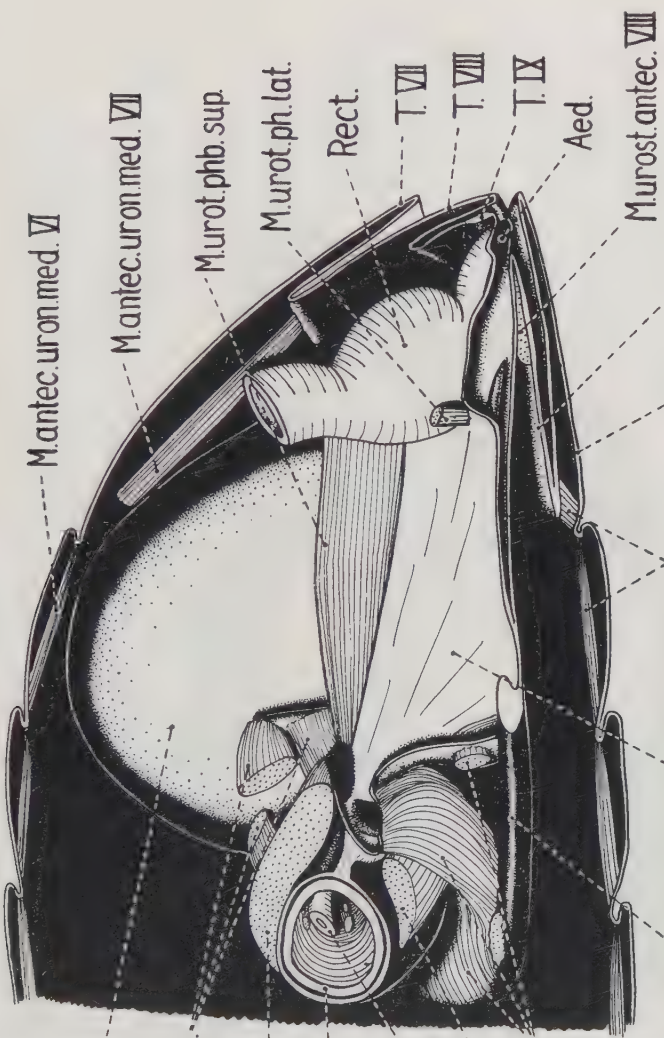

Abb. 31. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 30, Sagittalschnitt noch weiter rechts liegend.

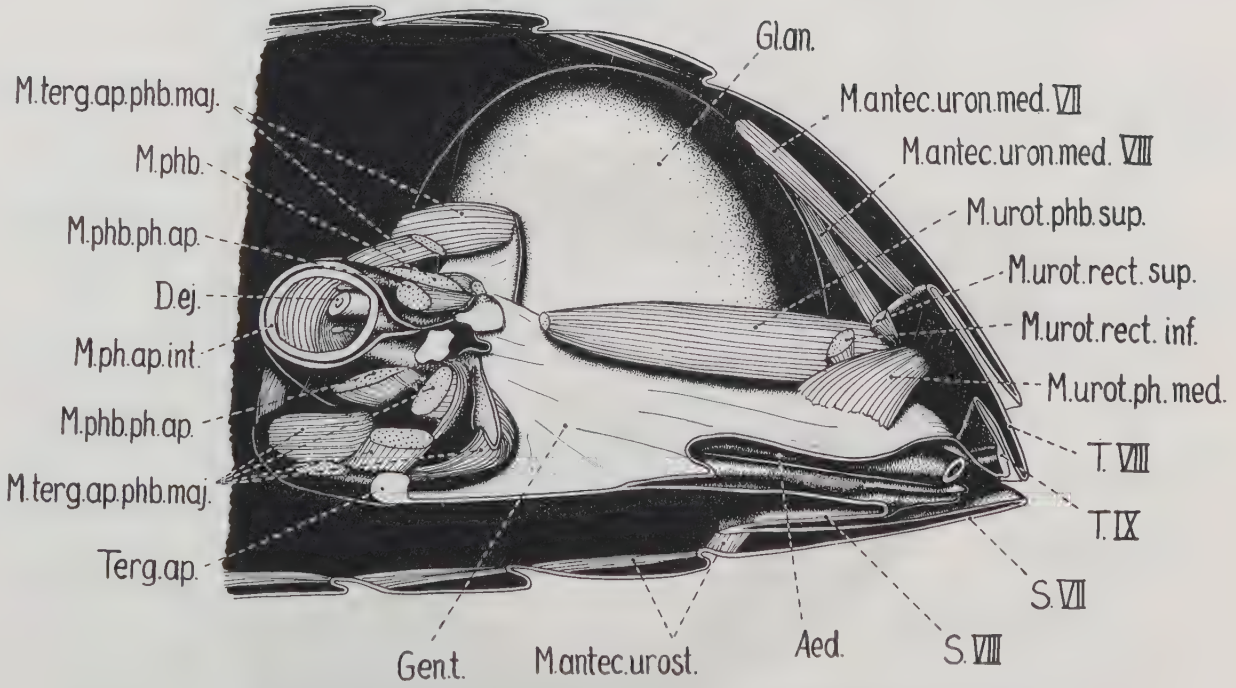

Abb. 32. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 31 mit weiter nach rechts gerücktem Sagittalschnitt.

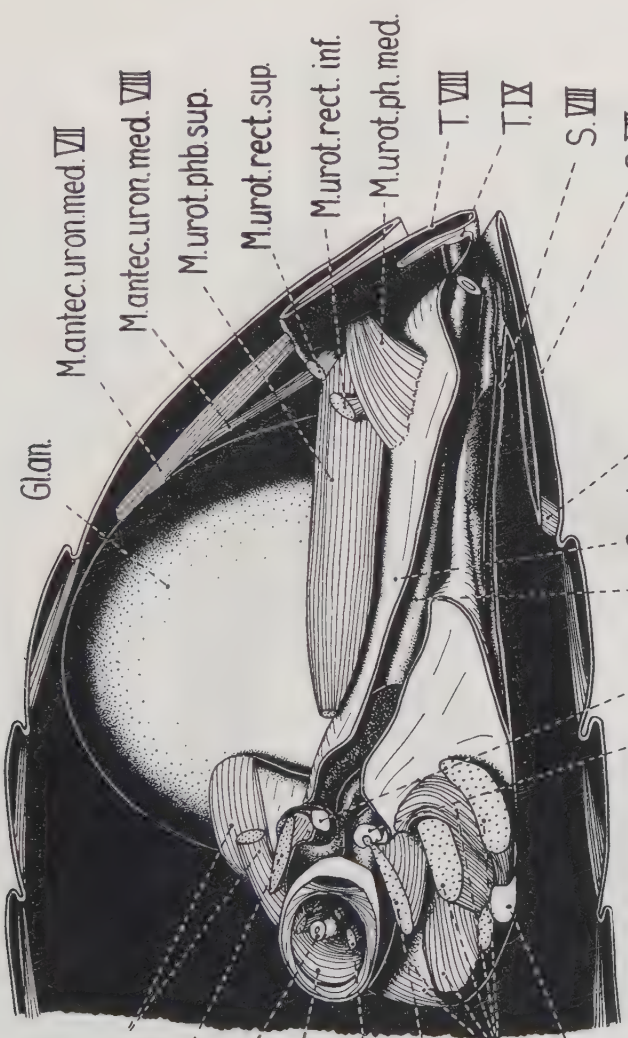

Abb. 33. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 32, Sagittalschnitt bereits etwa in der Medialebene liegend.

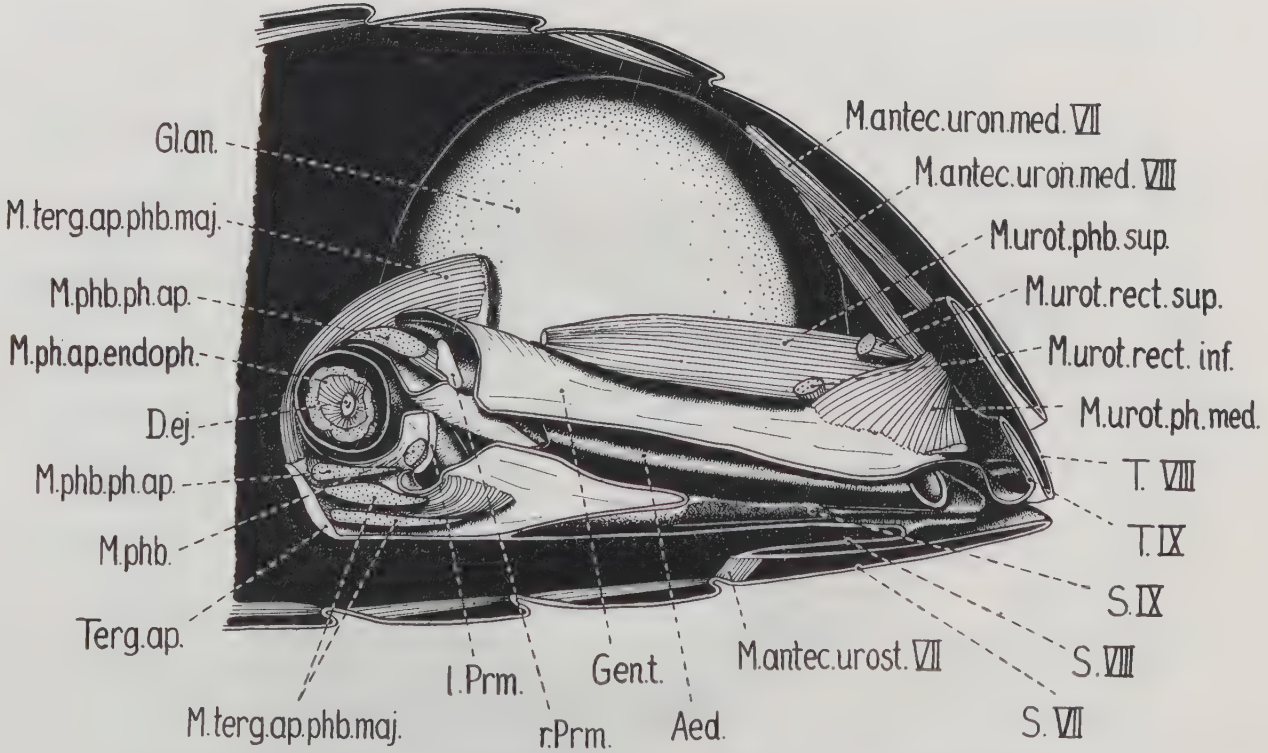

Abb. 34. *Harpalus pubescens* MÜLL. Bereits in der rechten Körperhälfte liegender Sagittalschnitt, sonst wie Abb. 33.

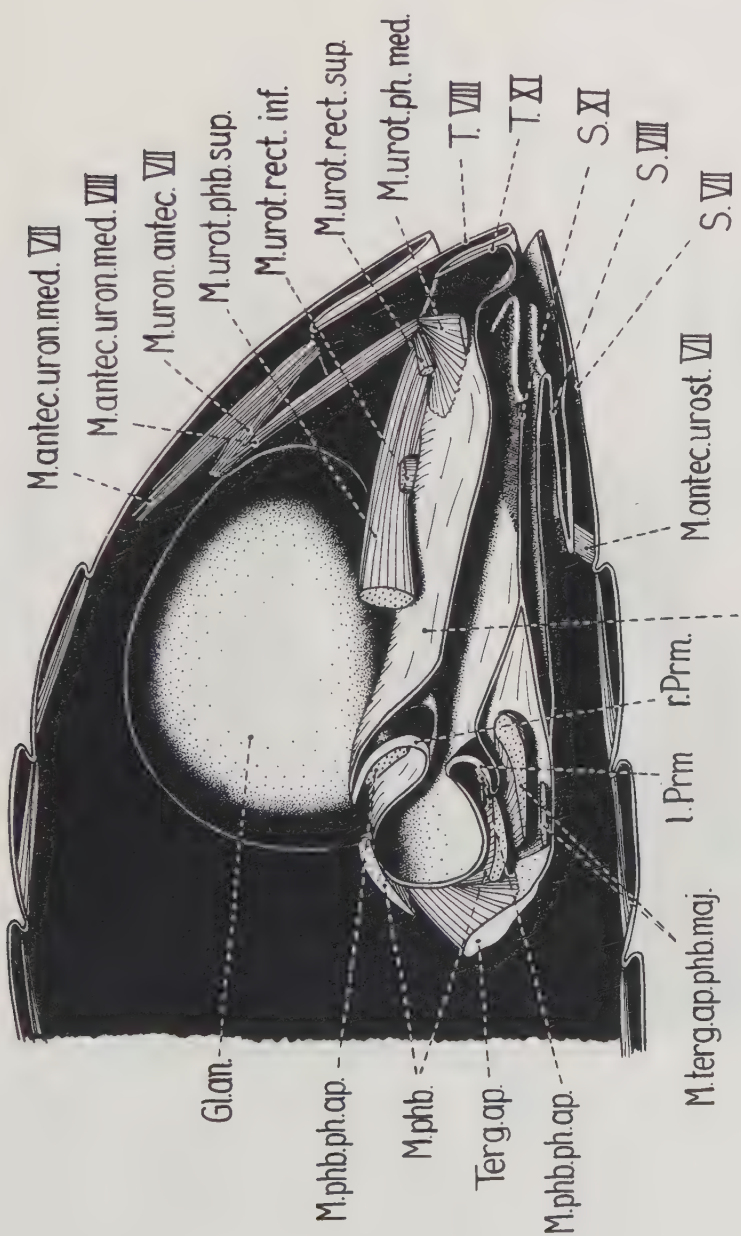

Abb. 35. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 34, Sagittalschnitt jedoch weiter rechts geführt und Aedoeagus entfernt.

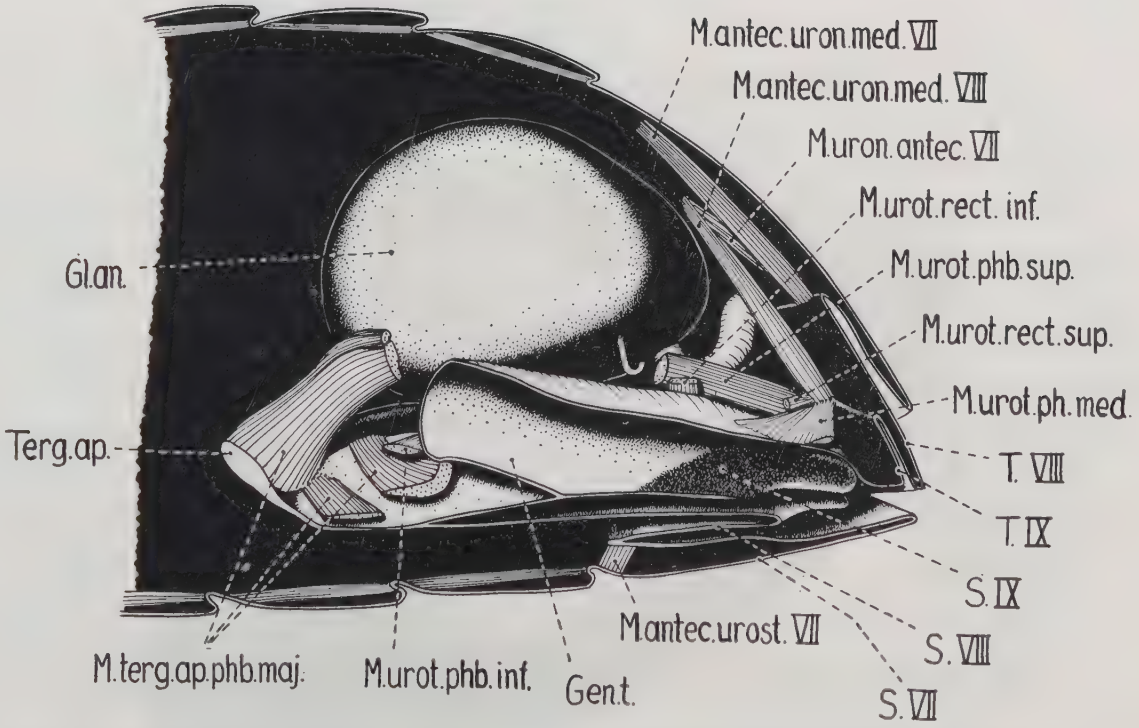

Abb. 36. *Harpalus pubescens* MÜLL. Wie Abb. 35, aber Phallobasis und Teile der Genitaltasche entfernt.

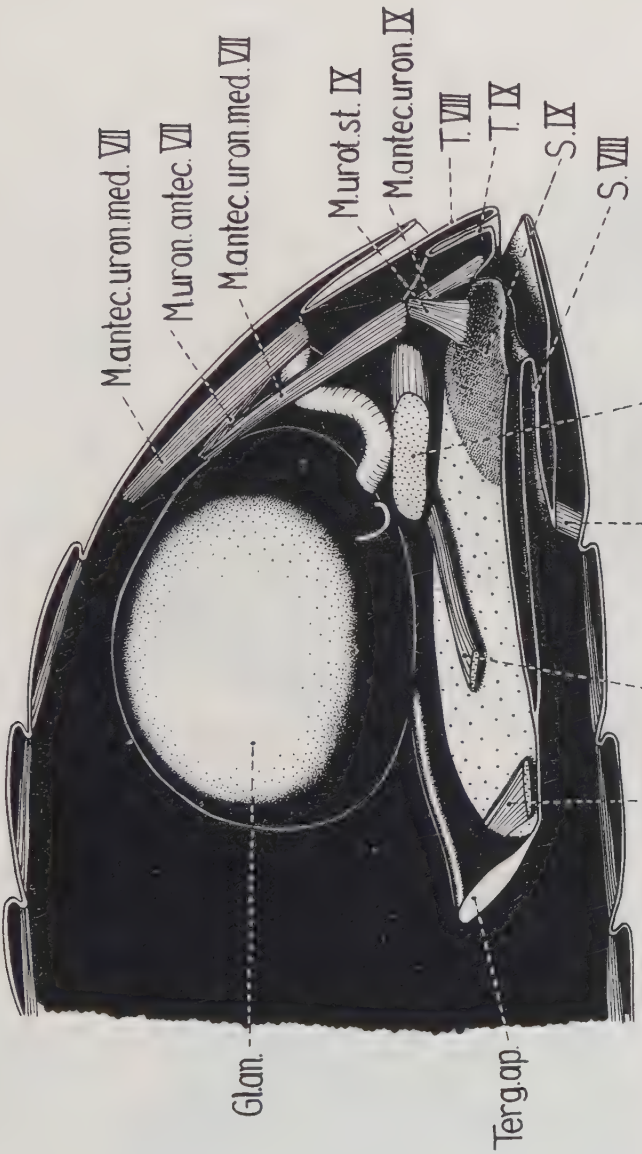

Abb. 37. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 36, Genitaltasche jedoch völlig abgetragen.

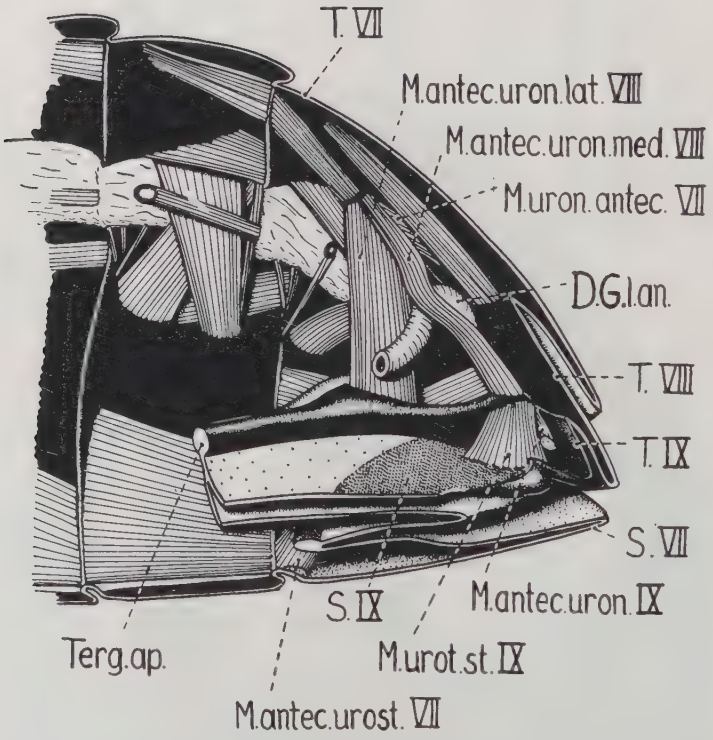

Abb. 38. *Harpalus pubescens* Müll. Lateraleinblick in die letzten Abdominalsegmente mit der dorsalen und der dorso-ventralen Muskulatur.

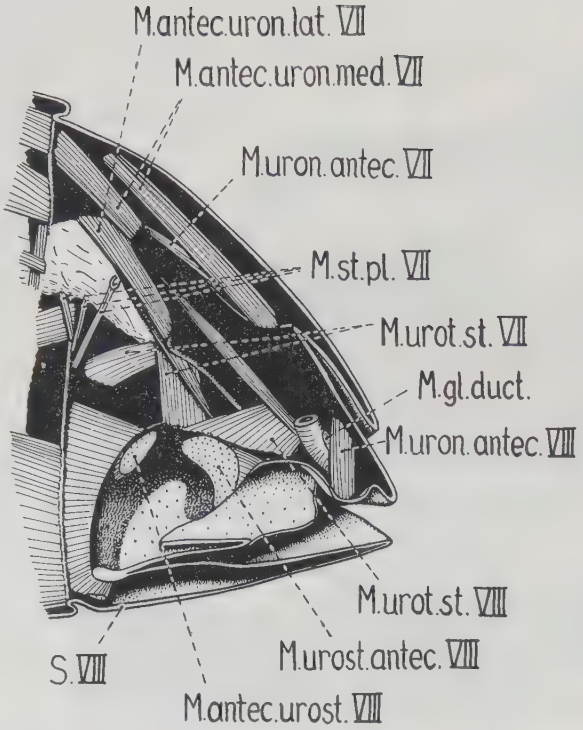

Abb. 39. *Harpalus pubescens* Müll. Lateraleinblick in die letzten Abdominalringe nach Entfernung des 9. Segmentes.

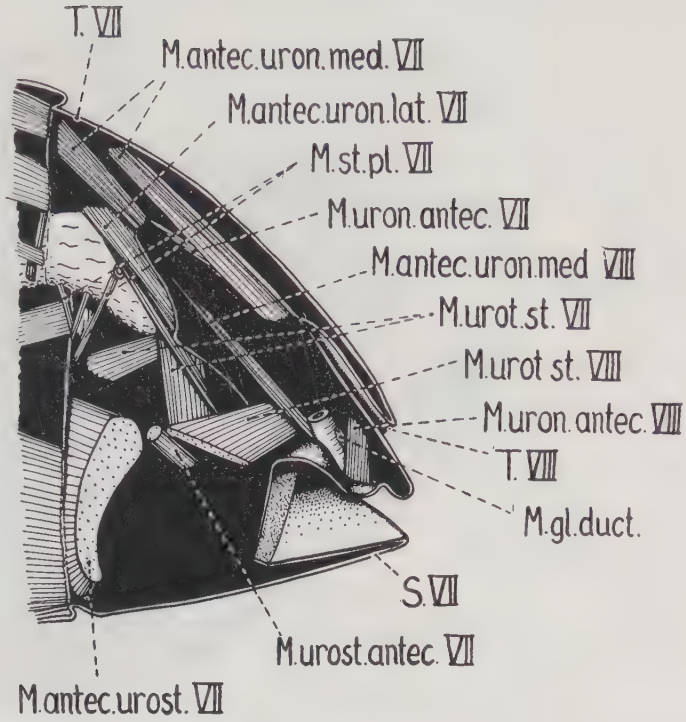

Abb. 40. *Harpalus pubescens* Müll. Wie Abb. 39, aber auch das Sternum VIII entfernt.

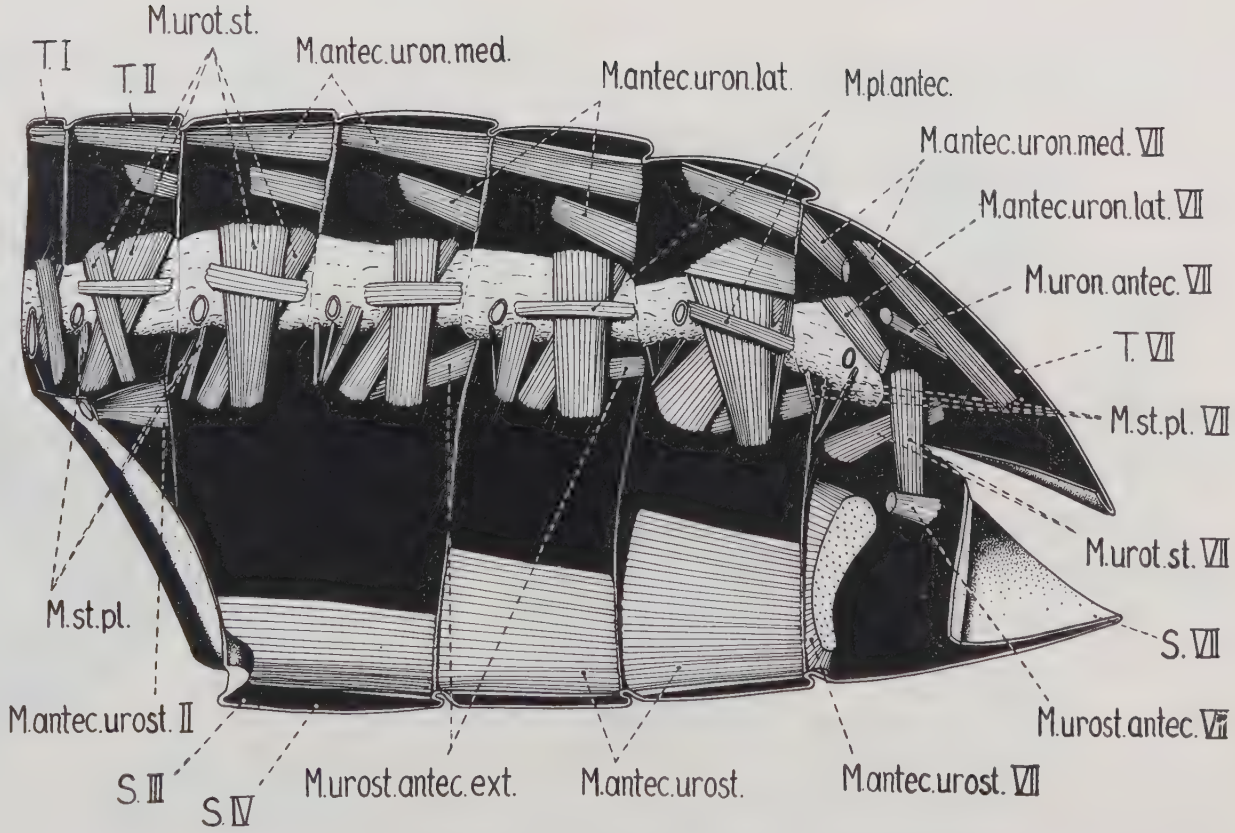

Abb. 41. *Harpalus pubescens* MÜLL. Lateraleinblick in das Abdomen; Die Segmente 8 und 9 wurden entfernt.

Geotrupes stercorosus Scriba

Geotrupes stercorosus Scriba, der Waldmistkäfer, gehört zur Familie der Scarabaeidae. Er ist voll geflügelt und etwa 15—20 mm lang.

Morphologie des Abdomens

Das Abdomen dieser Art ist auffällig breit und kurz. Es besteht aus 9 Segmenten, von denen das letzte in den Körper eingezogen ist. Die anderen 8 sind von außen leicht zu erkennen. Das I. Sternum ist weitgehend reduziert, die 3 nächsten sind eingedrückt und bilden beiderseits je eine flache Grube, in denen die Hinterhüften liegen.

Auf dem 3. und 4. Segment weist die Aufwölbung zwischen den erwähnten Gruben medial je einen Höcker auf. Das Abdomen ist mit Ausnahme der Pleuralhäute II bis VII und des schmalen Hinterrandes der Terga V bis VII sklerotisiert. Die Pleuralhäute I bis VIII tragen Stigmen, von denen das des 1. Segmentes sehr groß und das des 8. stark reduziert ist (Abb. 42, 43).

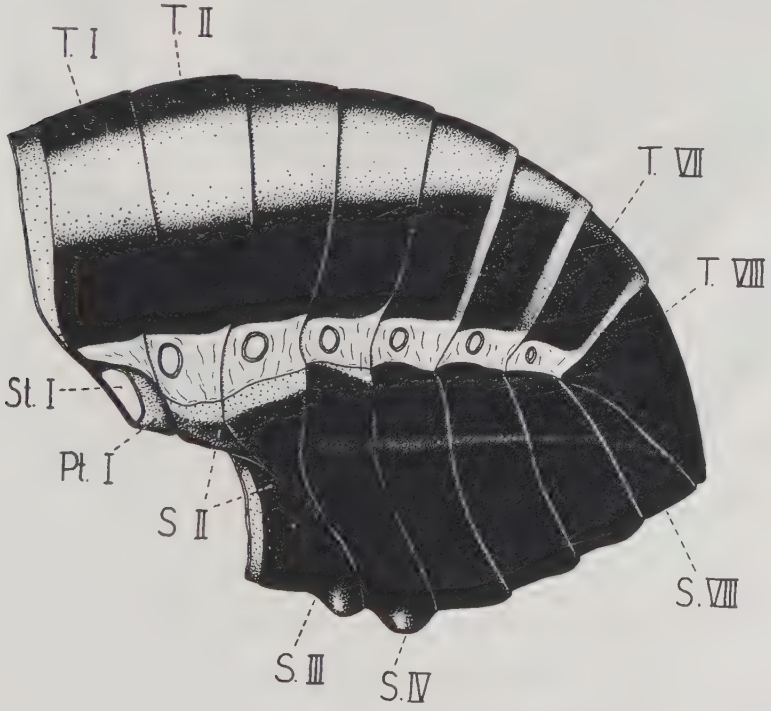

Abb. 42. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Lateralansicht des Abdomens.

Morphologie der Segmente 1 bis 7

1. Segment:

Das Tergum ist ebenso lang wie die folgenden Rückenplatten und craniad mit den Pleuren durch eine Chitinspange verbunden. Letztere sind größtenteils sklerotisiert und tragen je ein großes, länglichovales Stigma. Ein winziger, dreieckiger Zipfel darunter stellt das Rudiment des I. Sternum dar.

2. Segment:

Dieses Segment weist keine Besonderheiten auf, sein Sternum ist allerdings größtenteils membranös und lediglich an den Rändern leicht sklerotisiert.

3.—7. Segment:

Das III. und IV Sternum tragen medial zwischen den Vertiefungen für die Hintercoxen je einen kleinen Höcker. Die Stigmen werden in den hinteren Segmenten caudalwärts allmählich kleiner. Weitere auffällige Merkmale sind nicht zu verzeichnen.

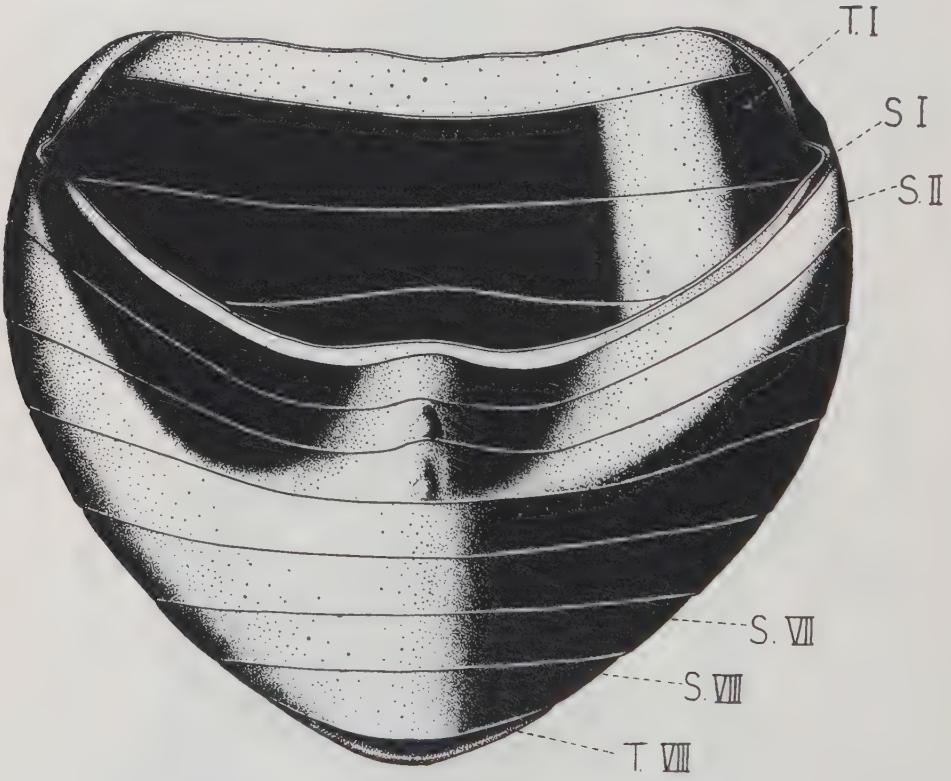

Abb. 43. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Ventralansicht des Abdomens.

Die Muskulatur der Segmente 1 bis 7

Die prinzipielle Anordnung und Funktion der Muskeln in den Segmenten 1 bis 7 ist die gleiche wie bei *Harpalus*. Deshalb sollen hier nur die Abweichungen gegenüber jener Art erwähnt werden.

Die M. antecosta-antecostalis uronotum mediales (Abb. 73, 80, 81) und laterales (Abb. 80, 81) sind insofern etwas abweichend, als der erstenicht die Form eines geschlossenen Bandes aufweist, sondern in zahlreiche parallele Stränge aufgelöst ist, während der zweite auffallend schräg verläuft. Dies ist durch die craniad verlängerten Vorderwinkel der Terga bedingt. Den M. antecosta-antecostalis urosterni (Abb. 60, 80) findet man in den Segmenten 1

bis 7 mühelos. Er besitzt am 1. Abdominalring die Form eines schmalen medial gelegenen Bandes, während er in den Ringen 6 und 7 sehr breit ist. In den Sterna II bis V ist dieser Muskel in der Mitte unterbrochen und daher paarig, wie aus der Abb. 60 ersichtlich ist.

Beim M. urotergo-sternalis (Abb. 81) kreuzen sich die beiden Stränge nicht so auffällig, wie bei *Harpalus*, sondern verlaufen, besonders in den ersten drei Segmenten, mehr oder weniger parallel.

Der M. sterno-pleuralis (Abb. 81) ist im 1. Segment sehr fein und kaum wahrnehmbar. Er ist nicht in einzelne Stränge aufgelöst.

Wie bei *Harpalus* ist auch bei *Geotrupes* in den Abdominalringen 3, 4 und 5 ein M. urosterno-antecostalis externus (Abb. 81) vorhanden, der aber hier viel breiter und kürzer ist.

Erwähnung verdient noch der M. urotergo-pericardialis (Abb. 73), von dem man je ein Paar in den Segmenten 5 und 6 antrifft. Sein Ursprung befindet sich auf der Antecosta der genannten Terga und seine Insertion am Pericardialseptum des großen Rückengefäßes.

Die Muskeln der Segmente 8 und 9 und des Genitoanalkomplexes unterscheiden sich derart stark von den bei *Harpalus* gefundenen, daß sie wieder einzeln beschrieben werden. Diese Abweichung drückt sich nicht nur in der Anordnung der Stränge, sondern auch in ihrer Funktion aus.

Morphologie und Muskulatur der Segmente 8 und 9

8. Segment:

Das 8. Segment ist überall gleichmäßig sklerotisiert. Die Pleuren sind nahtlos mit dem Tergum verschmolzen, beziehungsweise reduziert, so daß die Stigmen in seinen laterocranialen Winkeln liegen. Die Atemlöcher sind aber äußerlich nur schwer sichtbar, weil sie der caudale Rand des VII. Tergum verdeckt (Abb. 44).

Am 8. Segment befinden sich folgende Muskeln:

Der M. antecosta-antecostalis uronotum medialis ist ein kräftiger Längsstrang (Abb. 45, 46, 61, 80), der zur Retraktion des IX. Tergum dient. Sein Ursprung liegt auf der Antecosta der VIII. Rückenplatte und seine Insertion auf der Intersegmentalmembran zwischen den Terga VIII und IX.

Die Form eines langen, dünnen vertikal verlaufenden Bündels besitzt der M. antecosta-antecostalis uronotum lateralis (Abb. 45, 46, 61, 75, 74, 80), der als Depresseor des VIII. Tergum und Levator des 9. Segmentes fungiert. Er inseriert am lateralen Vorderrand des Paratergites (?) IX, während sich sein Ursprung am VIII. Tergum nahe dem Stigma befindet.

Der unweit vom caudalen Rand des VIII. Tergum inserierende kräftige M. uronoto-antecostalis dient als Protractor des 9. Segmentes. Seine Ansatzstelle befindet sich ebenfalls auf der Intersegmentalmembran des folgenden Tergum (Abb. 45, 46, 80).

Die Funktion eines Protractors und Depressors des 9. Segmentes übt der lange und dünne M. antecosta-antecostalis urosterni (Abb. 60—62, 74, 80) aus. Er entspringt auf der Antecosta des VIII. Sternum und setzt dorsal am lateralen Rand des IX. Paratergites (?) an. Der M. urotergo-sternalis unterscheidet sich weder in der Funktion, noch in seiner Lage wesentlich vom gleichen Muskel der vorhergehenden Segmente (Abb. 45, 60, 61, 74, 80).

Ein vielleicht von vorigem Muskel abgetrennter Strang ist der M. urotergo-sternalis anterior (Abb. 61, 74, 80), der als Levator des 9. Segmentes fungiert. Er setzt an der Intersegmentalmembran zwischen den Sterna VIII und IX an und nimmt seinen Ursprung am lateralen Teil des VIII. Tergum. Der M. sterno-pleuralis Abb. 60, 80, 81) hat einen bei gleicher Funktion ganz ähnlichen Verlauf, wie die entsprechenden Muskeln der vorhergehenden Segmente.

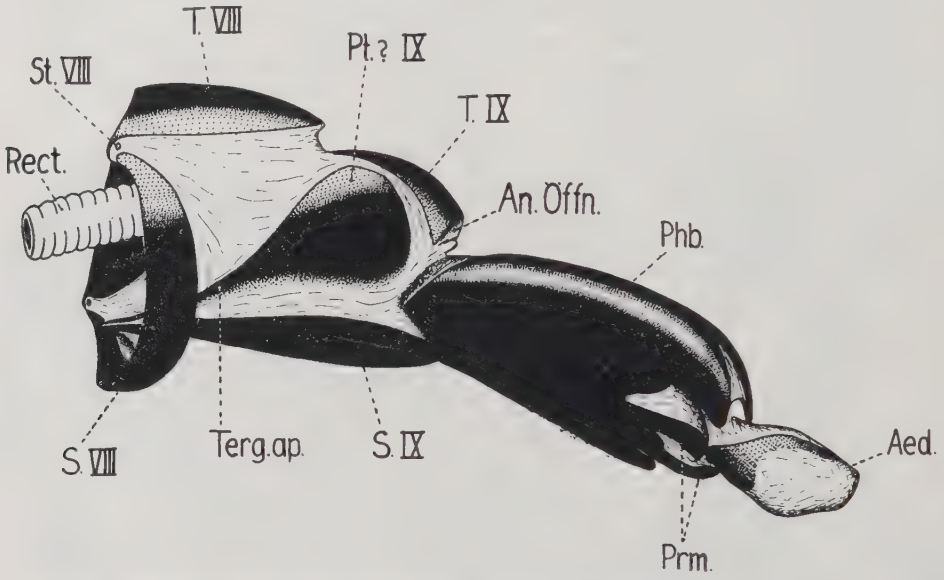

Abb. 44. *Geotrupes stercorosus* Scriba. 8. und 9. Segment sowie Kopulationsapparat (auseinandergezogen).

9. Segment:

Dieser nur bei der Kopulation hervortretende Ring besteht aus einem leicht gewölbten Tergum, den beiden vielleicht Paratergite darstellenden Seitenteilen und einem pfannenförmigen Sternum. Letztes ist sehr langgestreckt und dient dem Kopulationsapparat als Stütze. Die Seitenteile sind in lange kopfwärts ausgezogenen Spitzen verlängert, die sich unter der Genitaltasche vereinigen und so einen mit der cranial gelegenen Sternumspitze zusammengewachsenen Apodemalring bilden (Abb. 52). An dem völlig in das 8. Segment eingezogenen 9. Abdominalring befinden sich folgende 4 Muskeln:

Der kräftige M. antecosta-antecostalis uronotum ist nicht wie in den vorangegangenen Segmenten in zwei Teile aufgespalten (Abb. 47, 76, 78). Da er in den laterocranialen Winkeln des IX. Tergum seinen Ursprung hat und an der Membran zwischen diesem und dem Enddarm inseriert, besteht seine Funktion in der Retraktion des Rektum. Der M. urotergo-sternalis hat ebenfalls die Form eines zweigeteilten kräftigen Bandes (Abb. 47—50, 63—65, 75, 78), das lateral am Vorderrand des Paratergites IX (?) und am membranösen Seitenrand des IX. Sternum ansetzt. Der Muskel hebt das IX. Sternum. Auch der M. tergo-paratergalis (Abb. 47, 64, 78, 79) ist zweiteilig. Vermutlich ist er ein Adductor des Paratergites (?) IX. Sein Ursprung liegt in den latero-

caudalen Winkeln des IX. Tergum, seine Insertion dorsal am Lateralrand des IX. Paratergites (?). Der M. paratergo-phallicus dient zum Festhalten und zur Bewegung der Genitaltasche. Er beginnt nahe dem Ursprung des tergo-sternalen Muskels und setzt dorsal auf der Genitaltasche an (Abb. 46, 47, 74, 78).

Morphologie des Genitoanalkomplexes

Der Darm mündet zwischen der Genitaltasche und dem IX. Tergum, also dorsal vom Kopulationsapparat nach außen. Eine Hautfalte trennt Darmende und Genitaltaschenöffnung voneinander. Die Genitaltasche selbst setzt dorsal an der eben genannten Hautfalte und ventral am Hinterrand des IX. Sternum an. Am Vorderende ist sie mit dem Kopulationsorgan verbunden, das bei Vertretern dieser Familie meist als Aedoeagus bezeichnet wird. Tatsächlich stellt dieses Gebilde aber einen Pseudaedoeagus dar, der aus einem röhrenförmigen, sklerotisierten Faltenteil der Phallobasis entstanden ist. Distal ist diese Chitinröhre sowohl dorsal als auch ventral in Fortsätze ausgezogen (Abb. 44). Morphologisch könnte man sie als Apophyse der Phallobasis oder als Phallobasalkonus ansprechen.

An der caudalen Innenwand dieses Konus befindet sich beiderseits eine grätenförmige Bildung, die sich dorsal zu einem asymmetrischen Halbring vereinigt (Abb. 46). Sie entspricht dem meist stark sklerotisierten Phallobasalring anderer Coleopteren. An diesem Ring inserieren lateral auf knopfartigen Verdickungen die stark asymmetrischen Parameren. Die linke ist hakenförmig, die rechte bogenförmig (Abb. 68). Besonders an der rechten ist gut zu sehen, daß sie nur stark sklerotisierte Teile der die Phallobasis bildenden Membran darstellen. Die sich ventral an den Parameren und dorsal am Hinterrand des Phallobasalkonus fortsetzende Phallobasalmembran geht dann erst in die Genitaltasche beziehungsweise in den eigentlichen weitgehend membranösen Aedoeagus über. Lediglich sein Basalteil ist ringförmig sklerotisiert (Abb. 44). In Ruhestellung ist der Aedoeagus völlig in den Phallobasalkonus zuürckgezogen und um etwa 45° in der Längsachse nach links gedreht.

Der basale Chitinring trägt ventral ein Paar langer dünner Apophysen, die kopfwärts nicht aus dem Phallobasalkonus herausragen (Abb. 68, 69). Zwischen diesen Apophysen tritt der Ductus ejaculatorius in den Aedoeagus ein und weitet sich zu einem stark gefalteten, aber kurzen Endophallus. Die äußere Gonopore liegt ventral (Abb. 44).

Die Muskulatur des Genitoanalkomplexes

M. phallo-rectalis. Er stellt einen dünnen, kurzen Strang (Abb. 76) dar, der lateral am Enddarm inseriert und seinen Ursprung auf der Genitaltasche hat.

M. urotergo-rectalis. Der Bewegung des Darmendes dienen auch die dünnen Bündel dieses Muskels (Abb. 45, 46, 74, 76, 78). Sie entspringen am cranialen Rand des VIII. Tergum und setzen lateral am Darm, in Höhe des 6. Segmentes an.

M. tergoapodemo-phallobasoapodemalis medialis. Dieses kräftige, aber kurze Band (Abb. 61, 74) endet ventral an der cranialen Spitze des Phallobasalkonus und dient zu dessen Retraktion. Der Ursprung liegt am cranialen Ende der von den Paratergiten (?) gebildeten Apophyse.

M. tergoapodemo-phallobasoapodemalis lateralis. Lateral neben dem eben genannten beginnt dieses asymmetrische, aus kurzen Bündeln be-

stehende Paar, dessen Aufgabe in der Retraktion und Seitwärtsbewegung des Phallobasalzylinders besteht. Der Ansatzpunkt liegt ventrolateral am cranialen Ende des Zylinders (Abb. 61, 74, 75).

M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis inferior. Die Funktion dieses breiten, unpaarigen Bandes (Abb. 45—49, 51—55, 57, 66—69, 71, 72, 74, 75) besteht in der Retraktion des Aedoeagus. Sein Ursprung befindet sich am inneren, ventrocranialen Rand des Phallobasalzylinders, die Insertion an der Spitze der Aedoeagalapophysen.

M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis superior. Die gleiche Funktion und Isertion wie voriger besitzt auch dieser Muskel. Er unterscheidet sich dadurch, daß er am dorsocranialen Innenrand des Phallobasalzylinders entspringt (Abb. 51—53, 69, 70).

M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis basalis. Dieser Muskel ist ebenfalls ein Retractor des Begattungsorgans, der mit dem unteren phallobasoapodemo-phalloapodemalen Strang einen gemeinsamen Ursprung hat, aber an der Basis der Aedoeagalapophysen inseriert (Abb. 45—49, 51—55, 66—69, 71, 74, 75).

M. phallobasoapodemo-phallicus. Ein weiterer Retractor des Kopulationsorganes ist dieser sehr lange Strang, der am latero-cranialen Rand des Phallobasalzylinders beginnt und der innen an jenem bandförmigen Chitinring inseriert, der den Aedoeagus versteift (Abb. 51—55, 57—59, 68, 69, 71, 72, 75).

M. phallobasoapodemo-phallobasicus inferior. Dies ist ein sehr kräftiger, langer Strang mit unklarer Funktion. Da er am Phallobasalring ansetzt, bewirkt seine Kontraktion wahrscheinlich ein Zurückdrücken und Drehen des Aedoeagus. Sein Ursprung befindet sich am ventrocranialen Rand des Phallobasalkonus (Abb. 56, 67, 68, 75).

M. phallobasoapodemo-phallobasicus medialis. Dorsal von vorigem liegt dieser lange Muskelstrang mit Ursprung am laterocranialen Rand des Phallobasalzylinders und Insertion an der Basis der Parameren (Abb. 52—56, 66, 69). Er abduziert die Parameren.

M. phallobasoapodemo-phallobasicus superior. Auch der obere phallobasoapodemo-phallobasale Muskel entspringt am inneren cranialen Rand des Phallobasalkonus, jedoch weiter dorsalwärts als voriger. Er setzt lateral am Phallobasalring an und könnte ein Antagonist des M. phallobasoapodemo-phallobasicus inferior sein (Abb. 51—54, 70, 75).

M. phallobaso-phalloapodemalis. Dieses lange und kräftige Bündel nimmt seinen Ursprung an der Paramerenbasis und inseriert an der Spitze der Aedoeagalapophysen. Es dient als Protractor des Aedoeagus und kann auch als Adductor der Parameren fungieren (Abb. 52—55, 57, 68—72).

M. phallobasoapodemalis. Hierbei handelt es sich um feine Bänder, die sich nur schlecht mit Methylenblau-Lösung anfärben. Sie entspringen innen an der Wand der Genitaltasche und setzen dorsolateral am Phallobasalkonus an. Wahrscheinlich halten sie den Konus fest (Abb. 49, 75).

M. phallobaso-phallicus. Die feinen, langen Bänder dieses Muskels haben ihren Ursprung lateral am Phallobasalring, inserieren dorsal auf der Spitze des Aedoeagus und sind wahrscheinlich an der Retraktion desselben beteiligt (Abb. 49, 51—54).

M. phallo-ductalis. Der phallo-ductale Muskel unterstützt den Endophallus bei der Ausstülpung während der Kopulation, indem er den Ductus

ejaculatorius etwas protrahiert. Der Strang ist sehr kurz und unpaarig. Unweit der primären Gonopore befindet sich seine Insertion, während der Ansatz lateral, innen am Exophallus liegt (Abb. 52—55, 57, 58).

M. phallobasicus externus. Die nicht genau parallel verlaufenden Fasern dieses Muskels färben sich schlecht mit Methylenblau an. Sie besitzen einen ventrocranialen Ursprung am Phallobasalzylinder und umgreifen diesen ringförmig. Ein Teil der Fasern zweigt dorsal vom Ring ab und zieht median bis fast an das Hinterende der zylinderförmigen Phallobasis (Abb. 49, 64, 66, 75). Die Funktion des äußeren Phallobasalmuskels kann in der Zuschnürung des cranialen Endes dieses Zylinders bestehen.

M. phallobasicus internus. Einen Halbring um die innere, membranöse Phallobasis bildet dieser Strang, der die gleiche schlechte Färbbarkeit wie der vorige besitzt. Er liegt dem Phallobasalring dorsal auf und setzt beiderseits an, zum Teil aber auch an den Parameren. Seine Kontraktion führt zur Komprimierung der inneren Phallobasis, wobei auch die Parameren bewegt werden könnten (Abb. 53, 54, 75).

M. endophallicus. Dieser Muskel umgibt ringförmig den Endophallus, wobei aber einzelne Fasern auch innen an der Exophalluswand inserieren (Abb. 58, 59, 72). Wahrscheinlich steht die Funktion dieses Muskels mit der Ausstülpung des Internalsackes während der Kopulation in Verbindung.

Liste der bei *Geotrupes stercorosus* Scriba gefundenen Muskeln des Abdomens und des Genitoanalkomplexes:

1. M. antecosta-antecostalis uronotum medialis (M. antec. uron. med.)
2. M. antecosta-antecostalis uronotum lateralis (M. antec. uron. lat.)
3. M. uronoto-antecostalis (M. uron. antec.)
4. M. antecosta-antecostalis urosterni (M. antec. urost.)
5. M. urosterno-antecostalis externus (M. urost. antec. ext.)
6. M. urotergo-sternalis (M. urot. st.)
7. M. sterno-pleuralis (M. st. pl.)
8. M. urotergo-sternalis anterior (M. urot. st. ant.)
9. M. urotergo-pericardialis (M. urot. peric.)
10. M. urotergo-rectalis (M. urot. rect.)
11. M. tergo-paratergalis (M. terg. pt.)
12. M. paratergo-phallicus (M. pt. ph.)
13. M. phallo-rectalis (M. ph. rect.)
14. M. tergoapodemo-phallobasoapodemalis medialis (M. terg. ap. phb. ap. med.)
15. M. tergoapodemo-phallobasoapodemalis lateralis (M. terg. ap. phb. ap. lat.)
16. M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis superior (M. phb. ap. ph. ap. sup.)
17. M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis inferior (M. phb. ap. ph. ap. inf.)
18. M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis basalis (M. phb. ap. ph. ap. bas.)
19. M. phallobasoapodemo-phallobasicus superior (M. phb. ap. phb. sup.)
20. M. phallobasoapodemo-phallobasicus medialis (M. phb. ap. phb. med.)
21. M. phallobasoapodemo-phallobasicus inferior (M. phb. ap. phb. inf.)
22. M. phallobasoapodemo-phallicus (M. phb. ap. ph.)
23. M. phallobaso-phalloapodemalis (M. phb. ph. ap.)
24. M. phallobaso-phallicus (M. phb. ph.)
25. M. phallobasoapodemalis (M. phb. ap.)
26. M. phallo-ductalis (M. ph. duct.)
27. M. phallobasicus externus (M. phb. ext.)
28. M. phallobasicus internus (M. phb. int.)
29. M. endophallicus (M. endoph.)

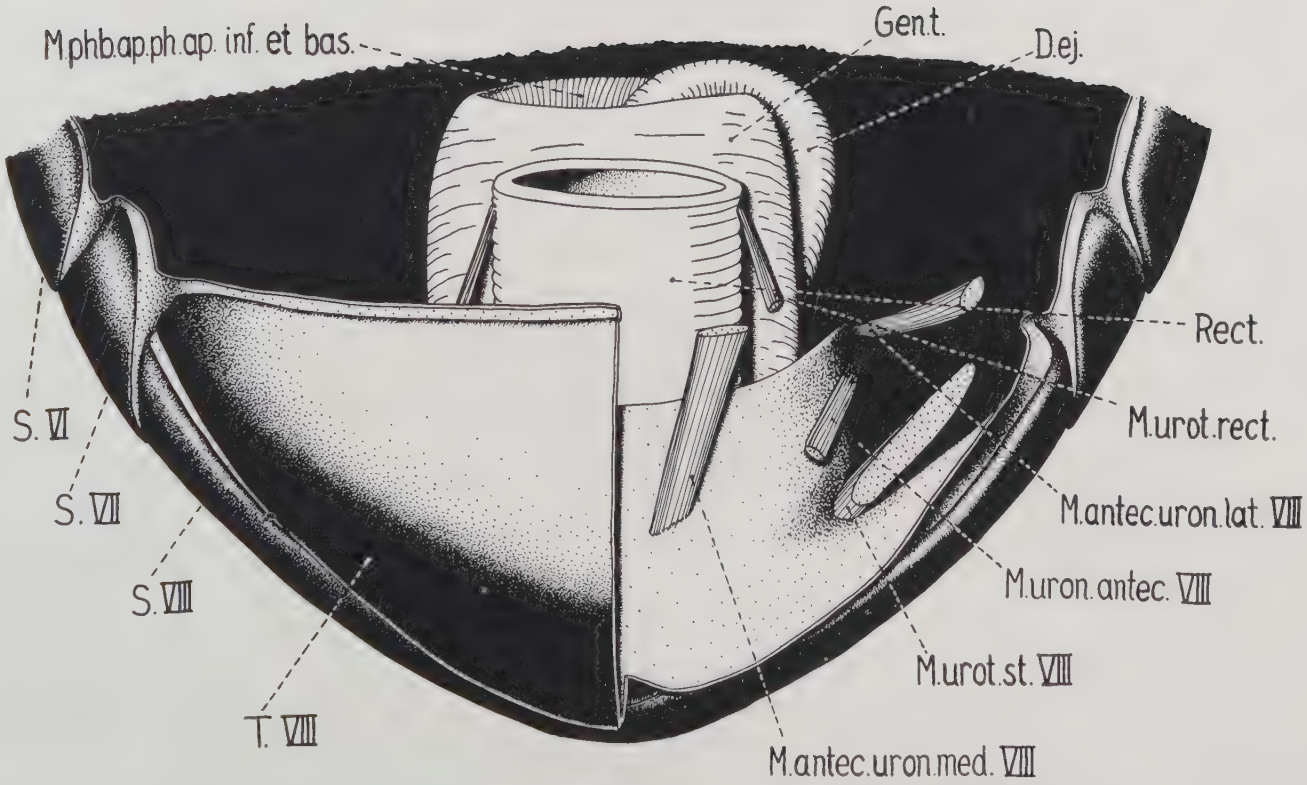

Abb. 45. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Dorsaleinblick in das Abdomen-Ende. Terga I—VII und rechte Hälfte des Tergum VIII entfernt.

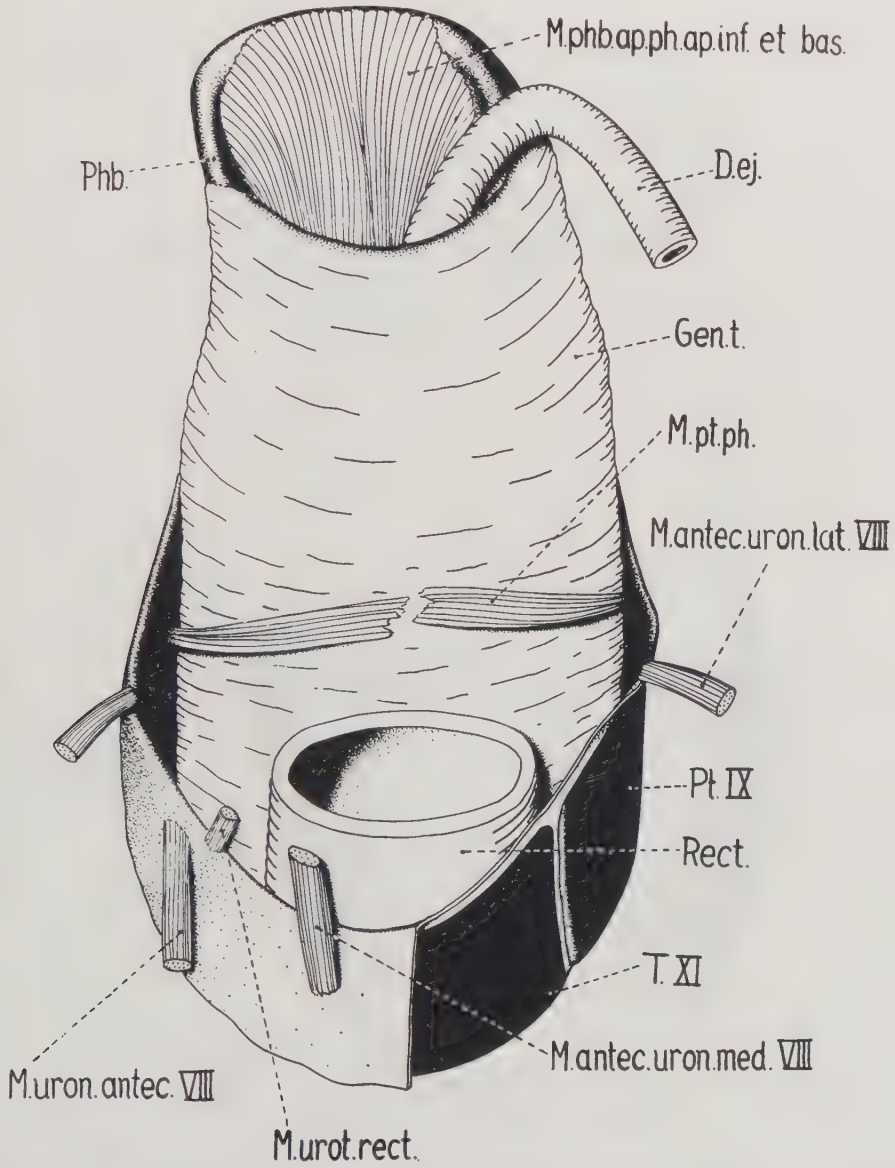

Abb. 46. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Dorsalansicht des Segmentes 9 mit Rektum und Kopulationsapparat.

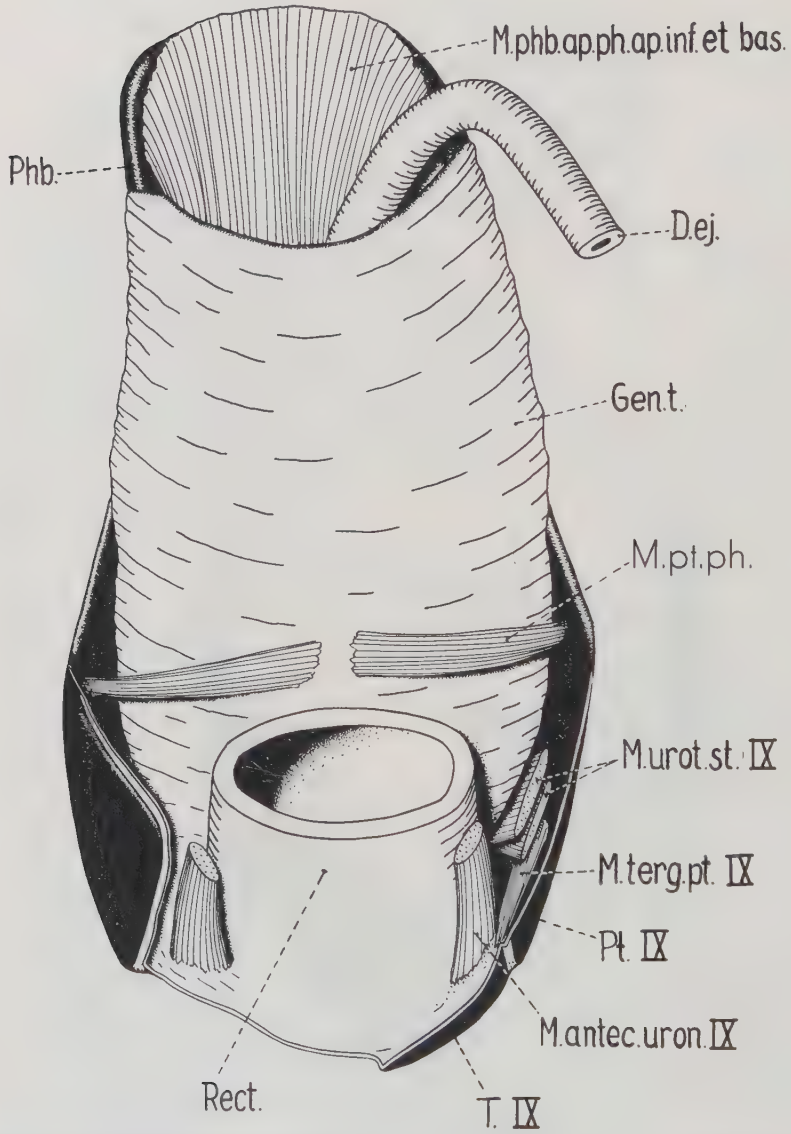

Abb. 47. *Geotrupes stercorosus* SCRIBA. Wie Abb. 46, jedoch nach Entfernung des Tergum IX.

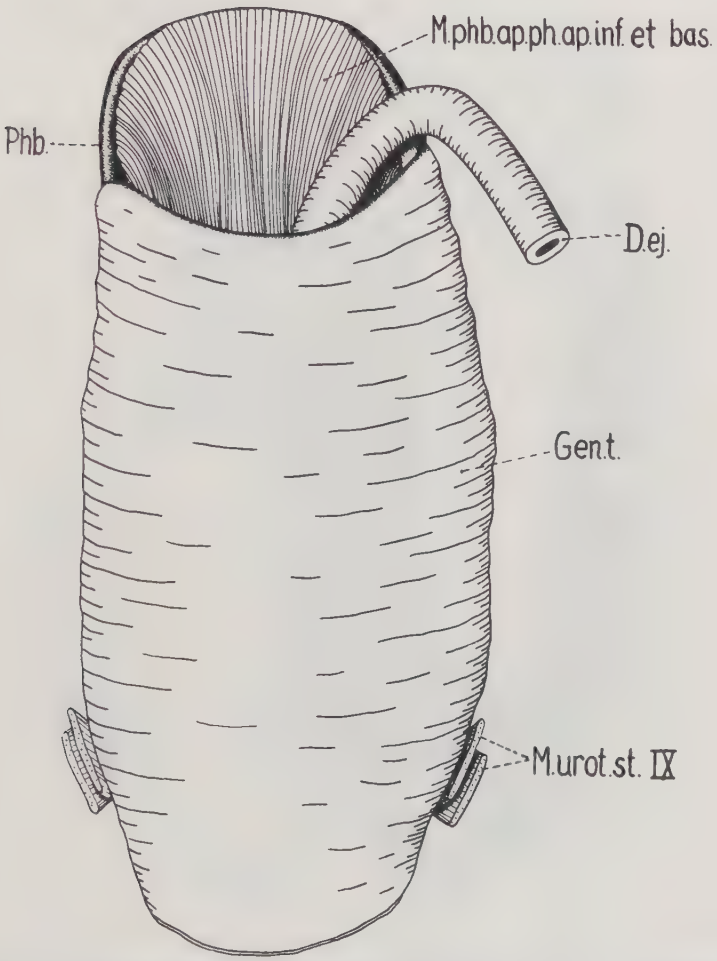

Abb. 48. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Dorsalansicht der Genitaltasche mit dem Aedoeagus.

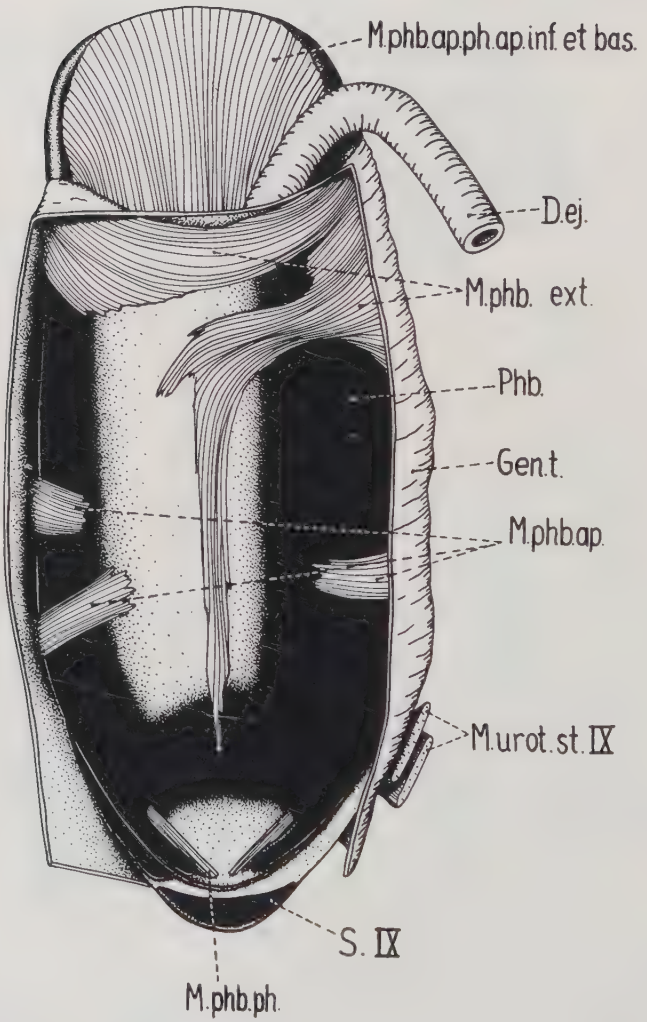

Abb. 49. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 48, jedoch der dorsale Abschnitt der Genitaltasche entfernt.

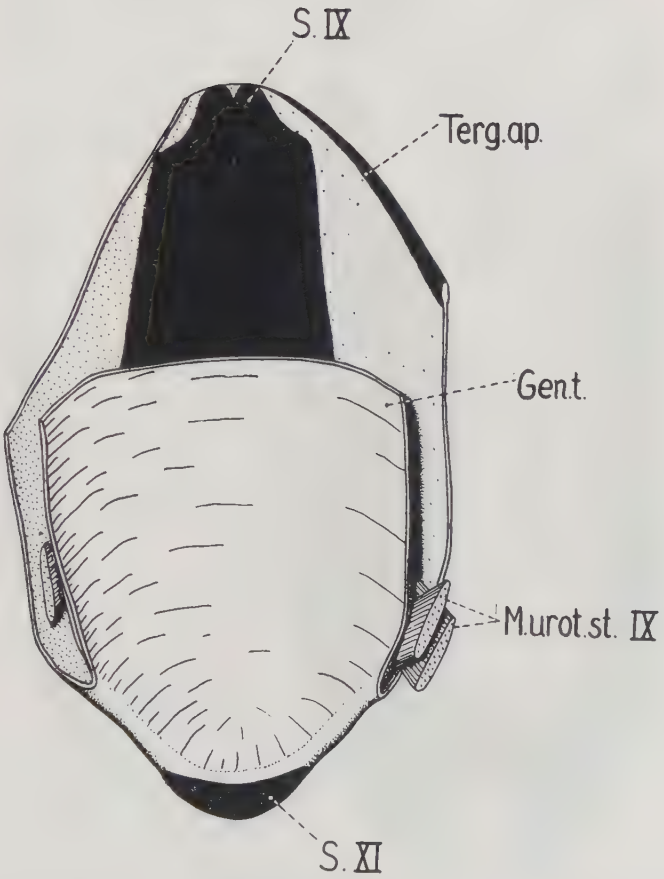

Abb. 50. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Dorsalansicht des ventrocaudalen Teiles der Genitaltasche mit dem Sternum IX.

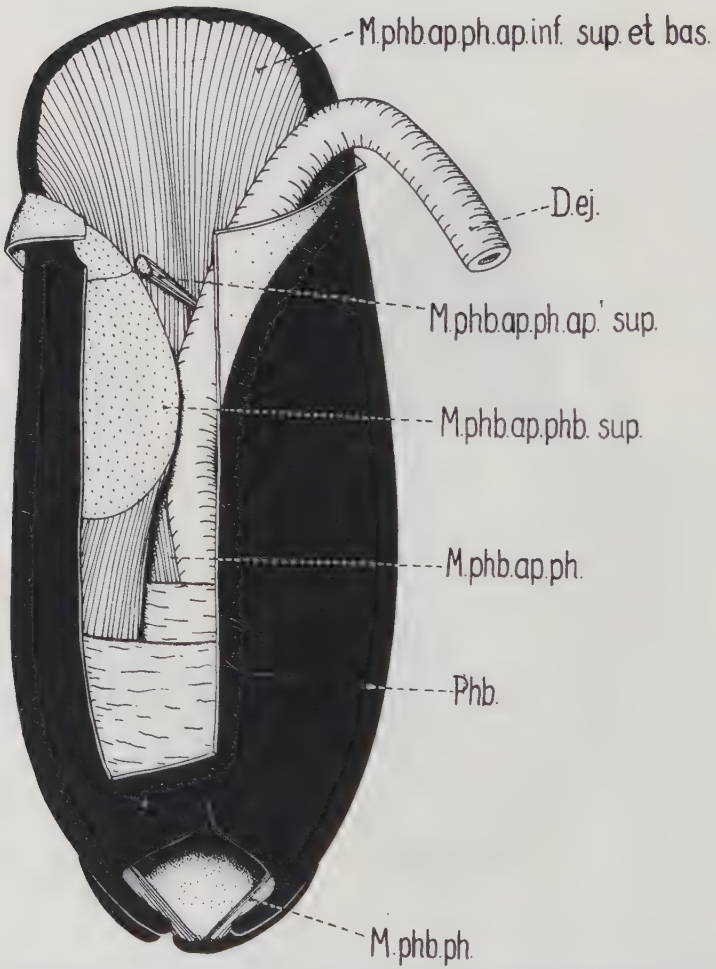

Abb. 51. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Dorsalansicht des Kopulationsapparates nach teilweiser Entfernung des Phallobasalzylinders.

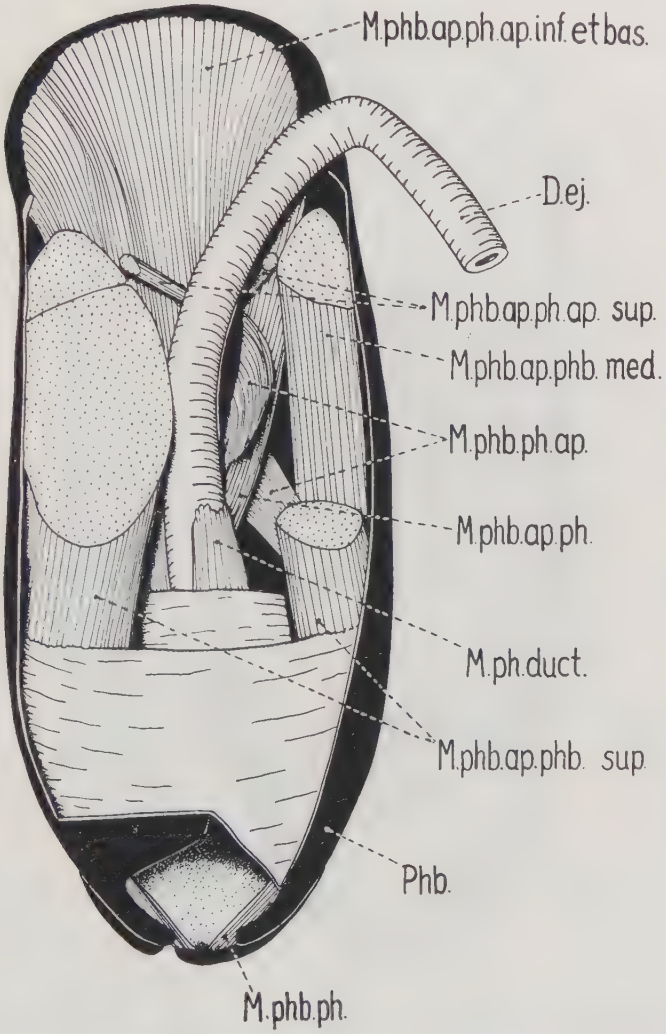

Abb. 52. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 51, jedoch der gesamte Dorsalteil des Phallobasalzylinders und ein Teil des rechten M. phb. ap. phb. sup. entfernt.

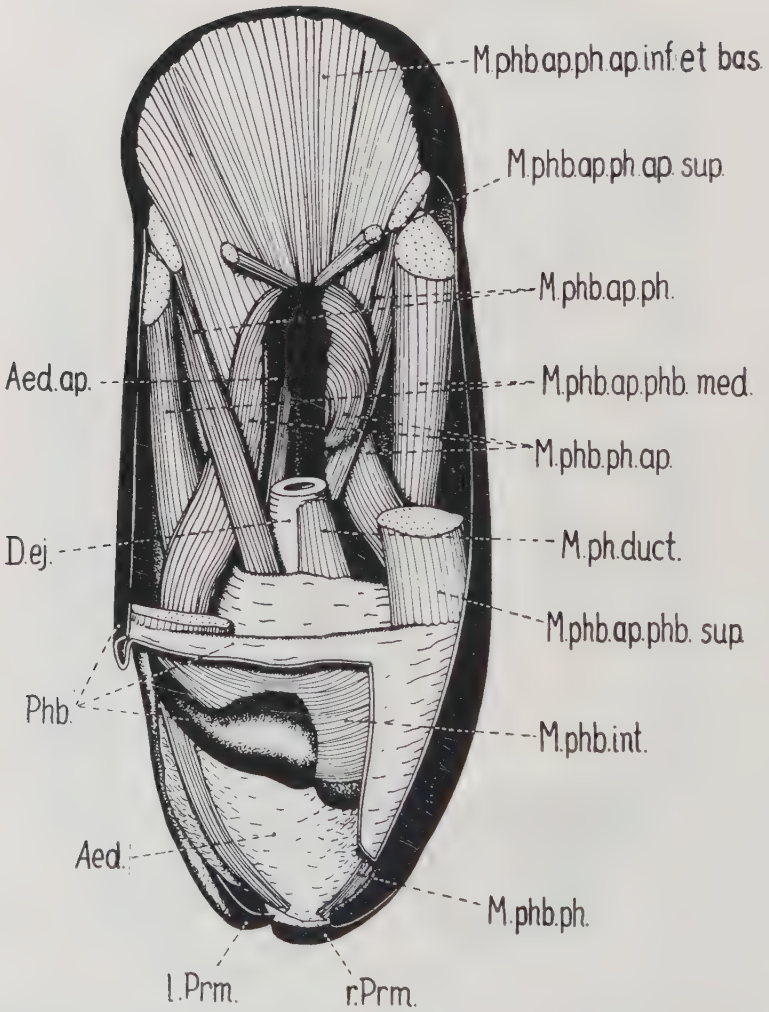

Abb. 53. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 52, aber auch ein Teil der häutigen Phallobasis, der größte Teil des D.ej., sowie beide M. phb. ap. phb. sup. entfernt.

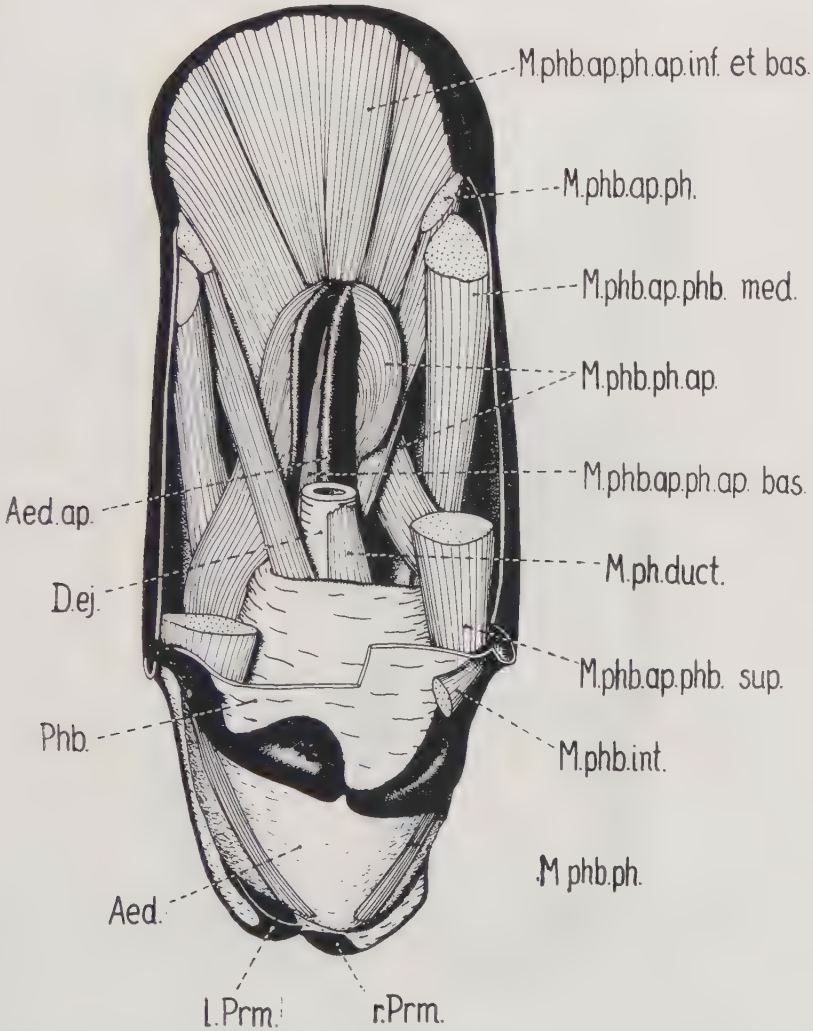

Abb. 54. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 53, jedoch nach Wegfall eines weiteren Abschnittes der häutigen Phallobasis, der M. phb. ap. ph. ap. sup. sowie des größten Teiles des M. phb. int.

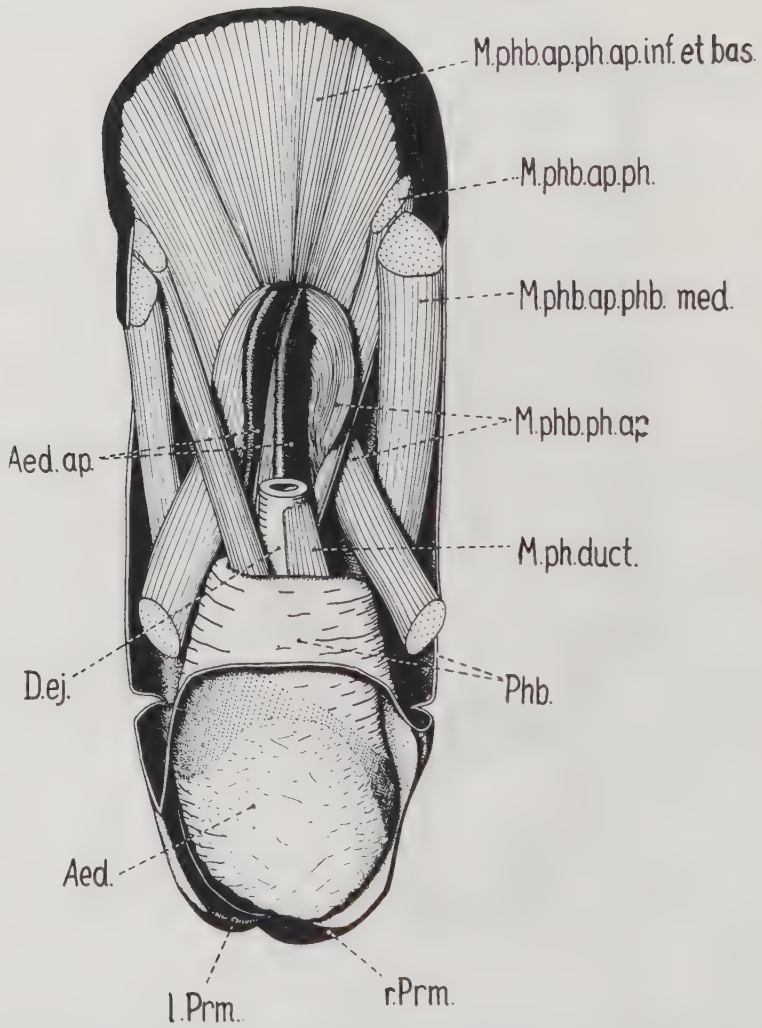

Abb. 55. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 54, aber weitere Teile der Phallobasis abgetragen.

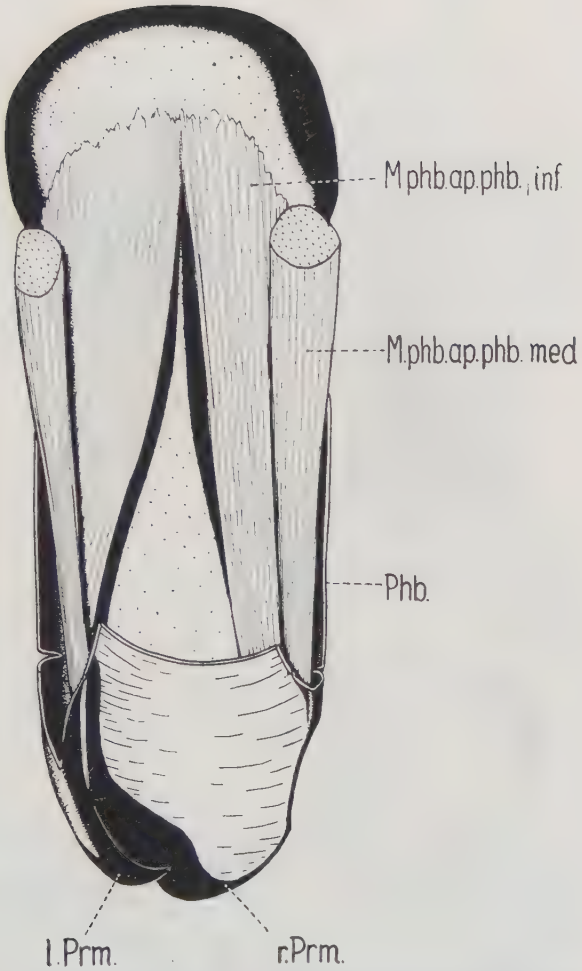

Abb. 56. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Dorsalansicht des ventralen Teiles der Phallobasis mit den Parameren nach Entfernung des Aedoeagus.

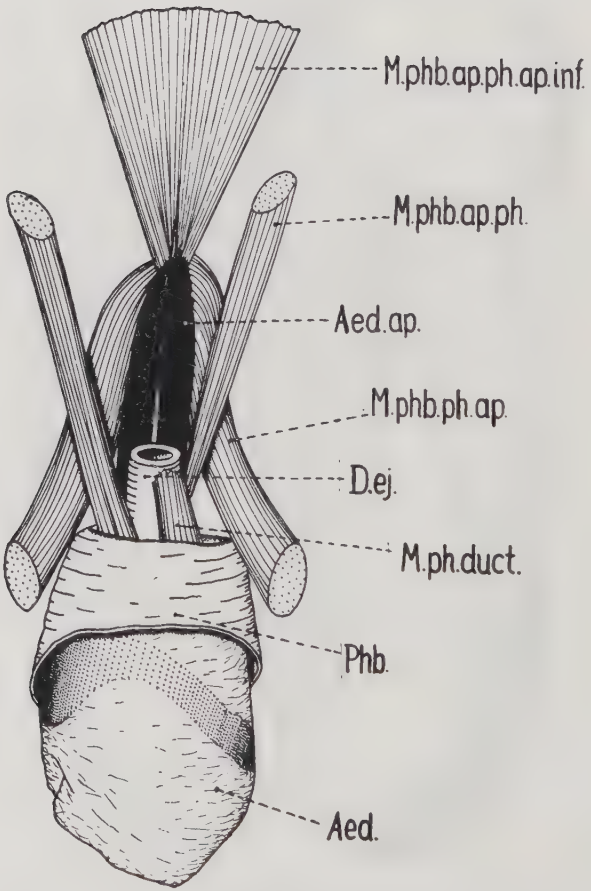

Abb. 57. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Dorsalansicht des Aedoeagus.

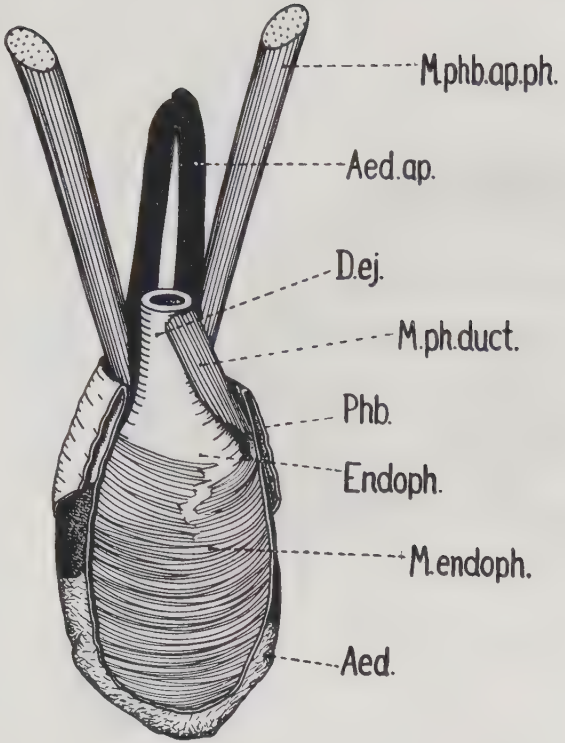

Abb. 58. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 57, jedoch einige Muskeln und der dorsale Teil der Aedoeagalwand abgetragen.

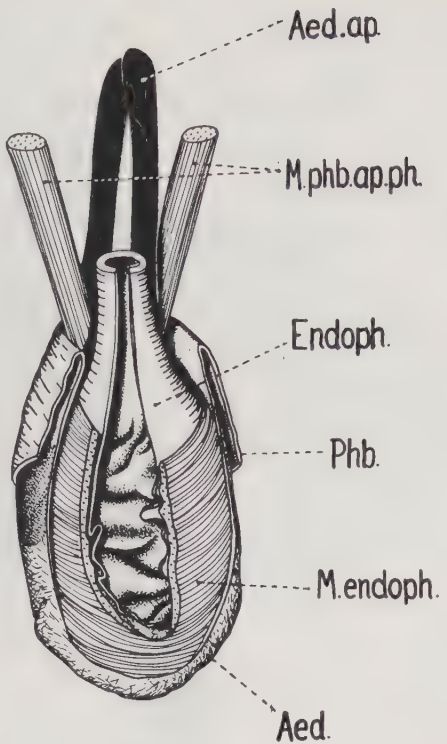

Abb. 59. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 58, nach Weglassung eines aus dem Endophallus herausgeschnittenen Sektors.

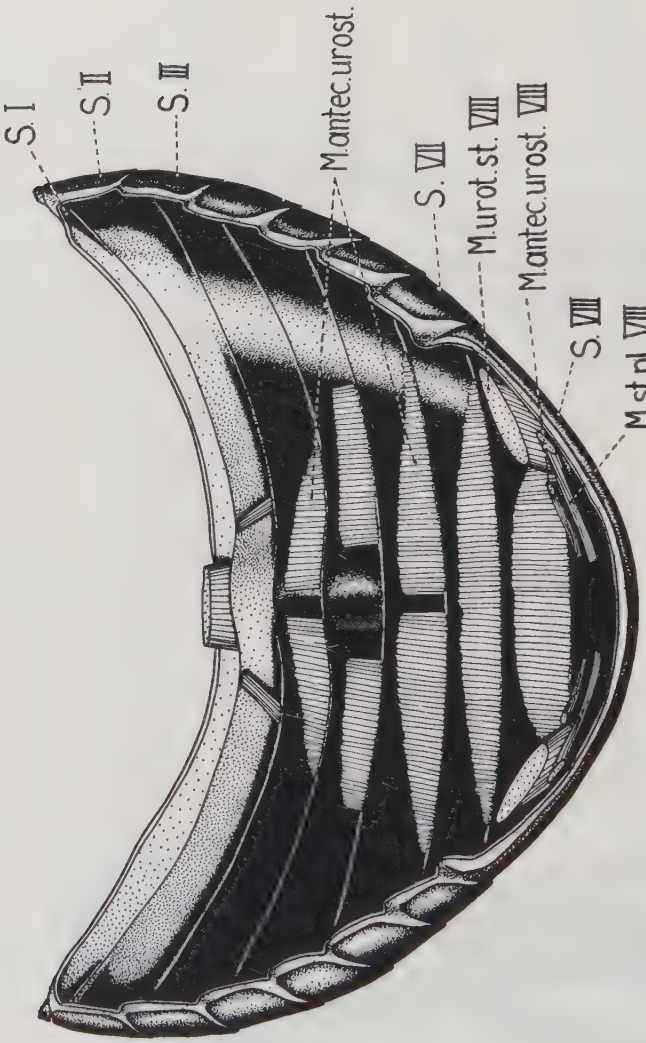

Abb. 60. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Dorsaleinblick in das Abdomen mit der ventralen Längsmuskulatur.

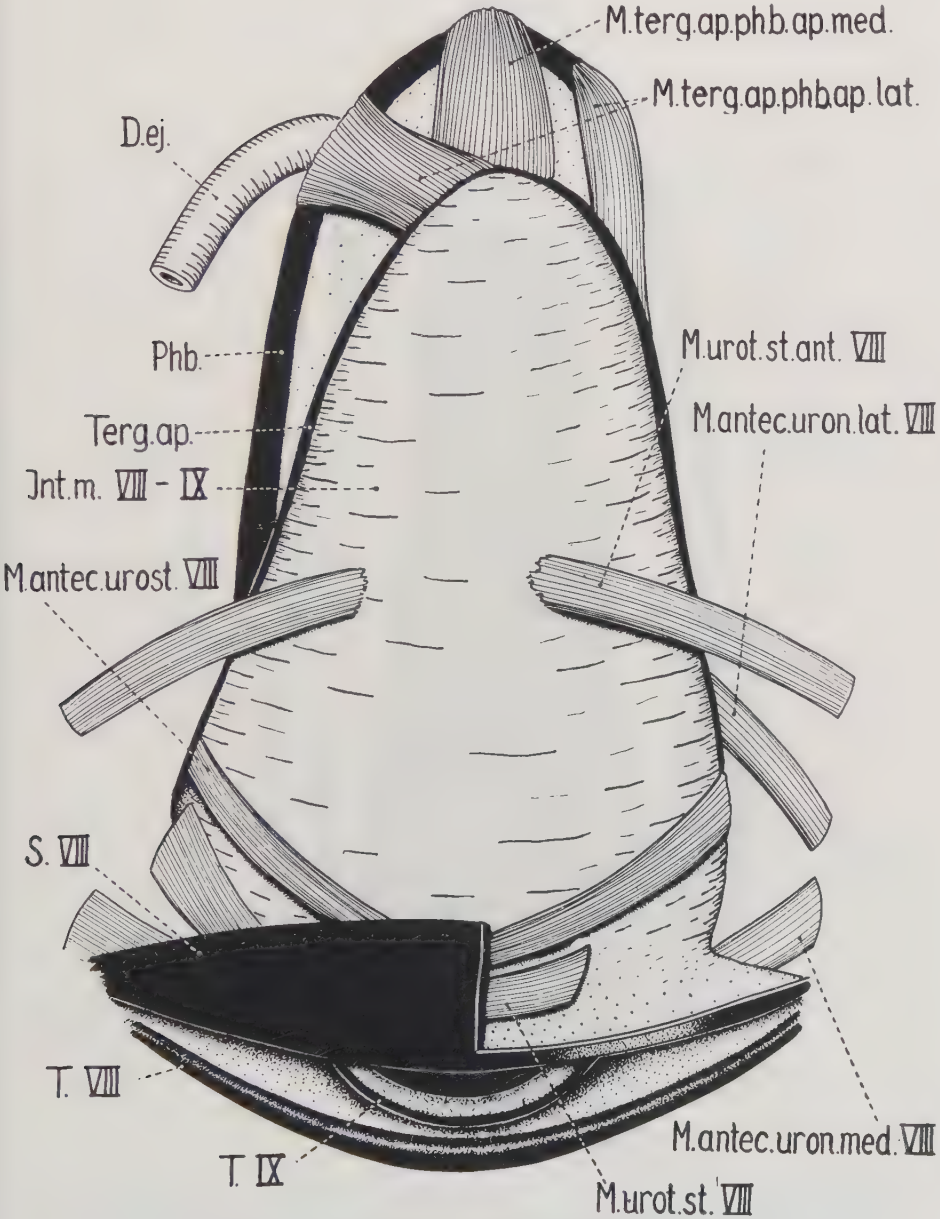

Abb. 61. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Ventralansicht des Kopulationsapparates sowie der Segmente 8 und 9.

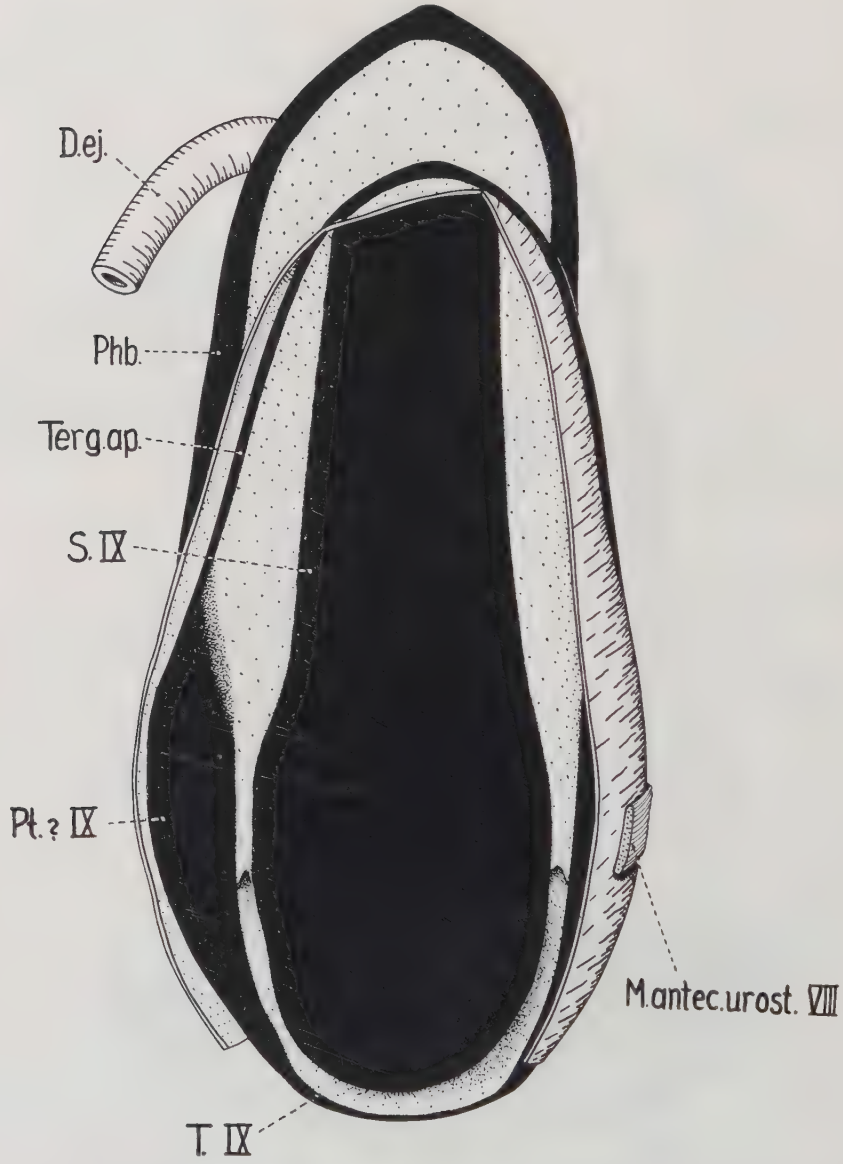

Abb. 62. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 61, jedoch das 8. Segment und die Intersegmentalmembran zwischen den Sterna VIII und IX entfernt.

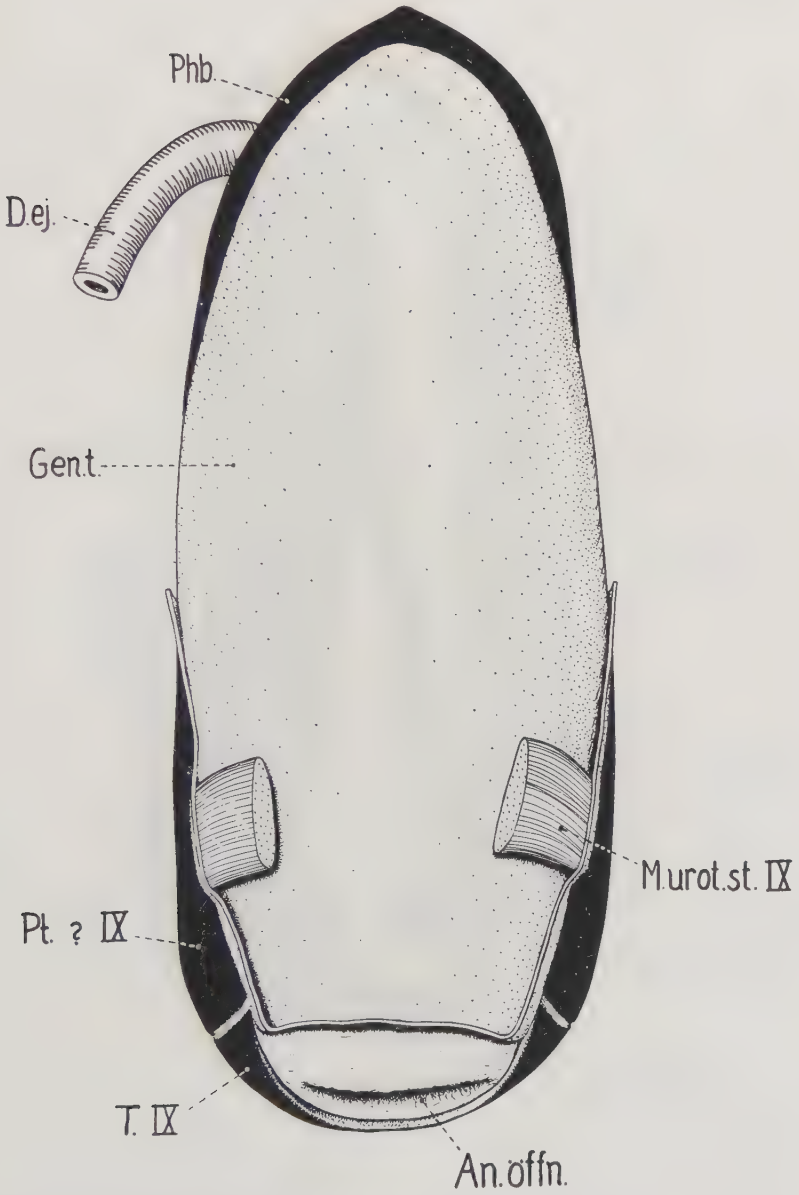

Abb. 63. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 62, aber nach Fortfall des Sternum IX und der Tergalapophysen.

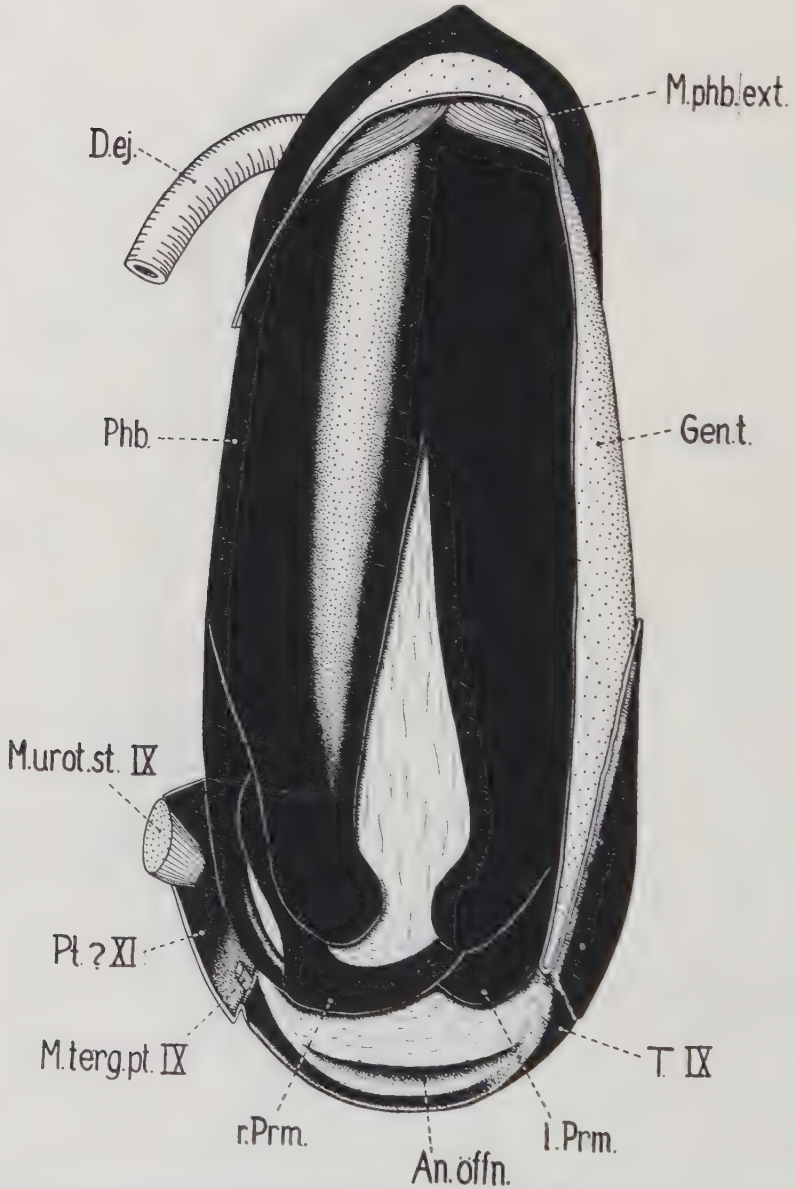

Abb. 64. *Geotrupes stercorosus* SCRIBA. Wie Abb. 63, jedoch große Teile der ventralen Genitaltaschenwand nicht mitgezeichnet.

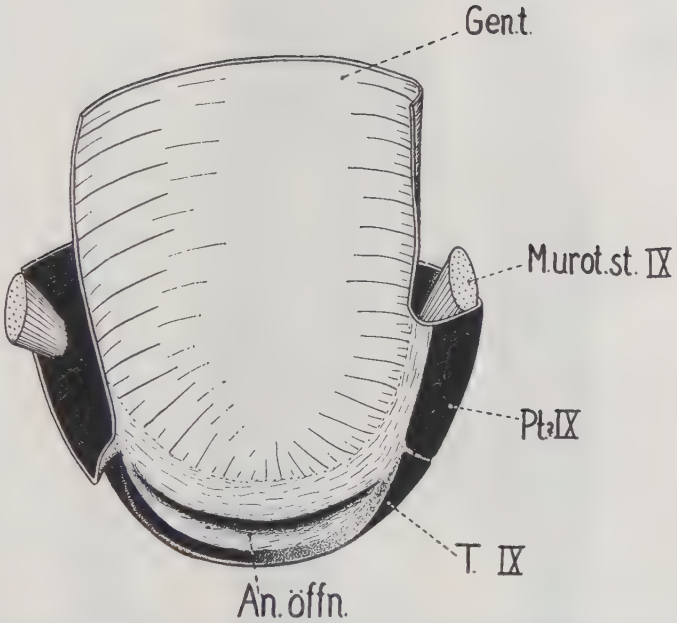

Abb. 65. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Ventralansicht des dorsocaudalen Teiles der Genitaltasche, von Teilen des Segmentes 9 und der Analöffnung.

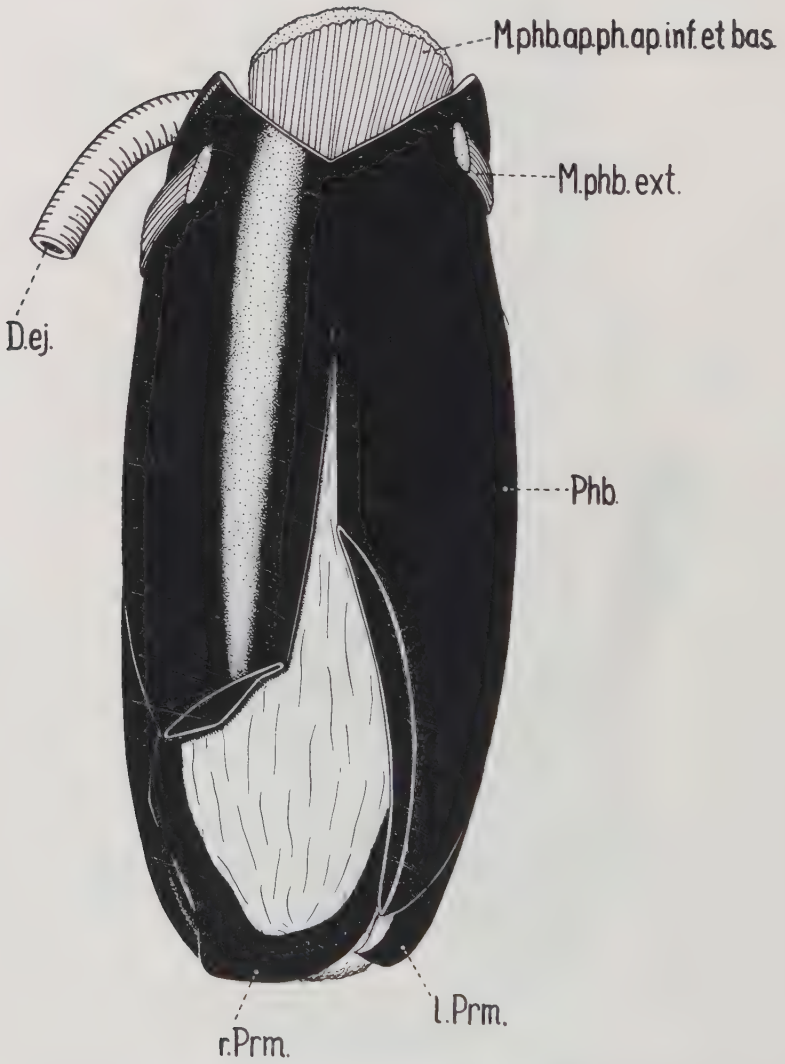

Abb. 66. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Ventralansicht des Kopulationsapparates. Teile des Phallobasalkonus wurden entfernt.

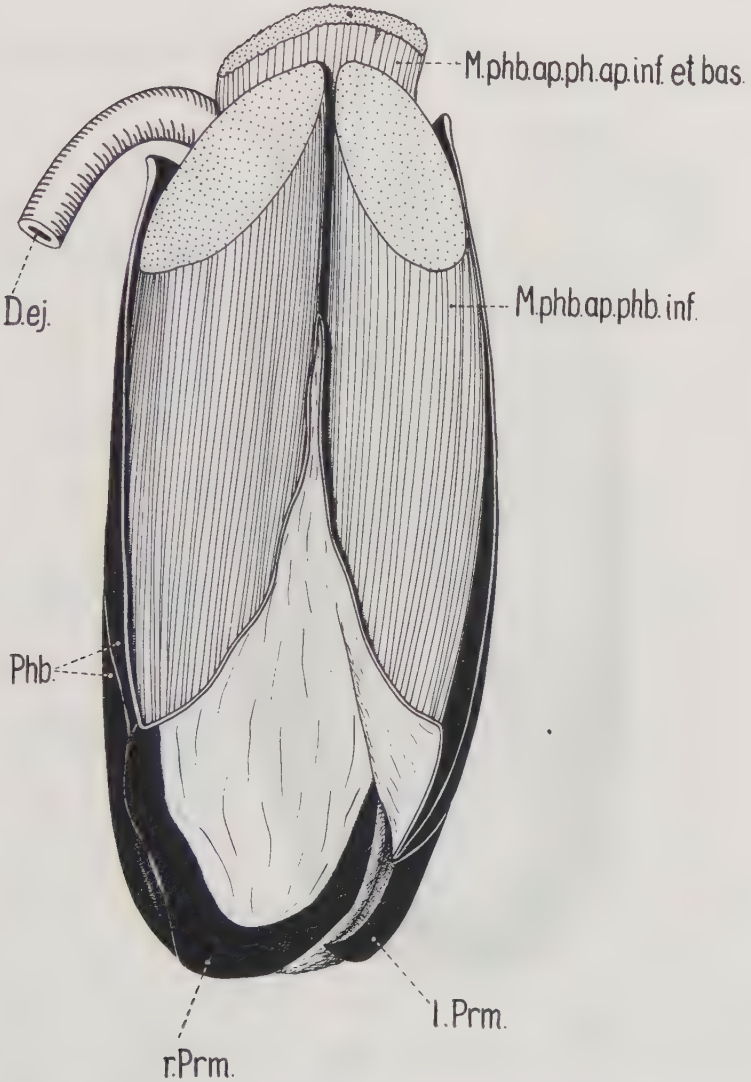

Abb. 67. *Geotropes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 66, jedoch die dorsale Wand des Phallobasalkonus weggelassen.

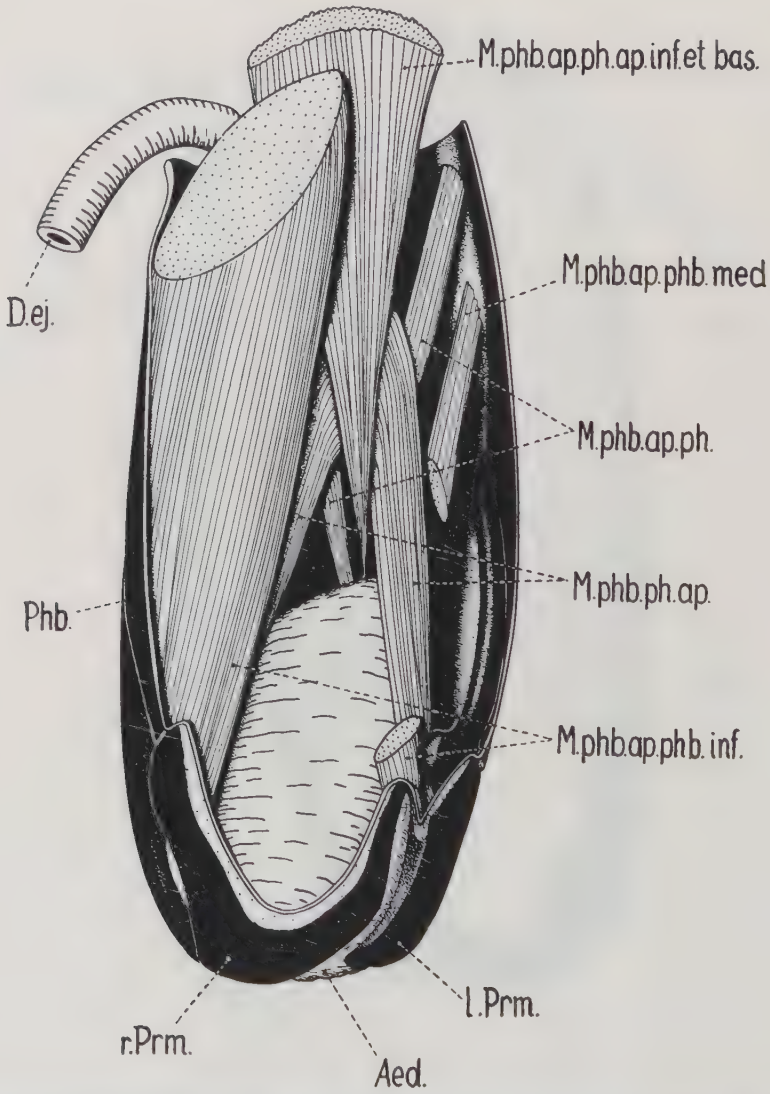

Abb. 68. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 67, jedoch der rechte M. phb. ap. phb. inf. entfernt.

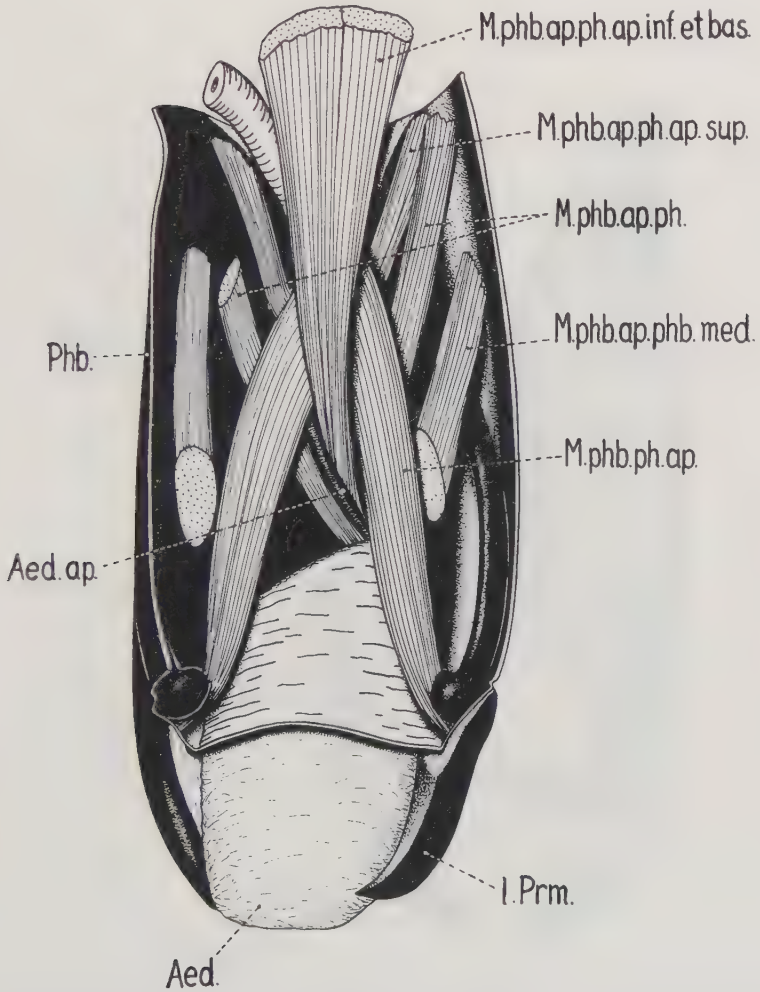

Abb. 69. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 68, jedoch weitere Teile des Phallobasalkonus, sowie beide M. phb. ap. phb. inf. abgetragen.

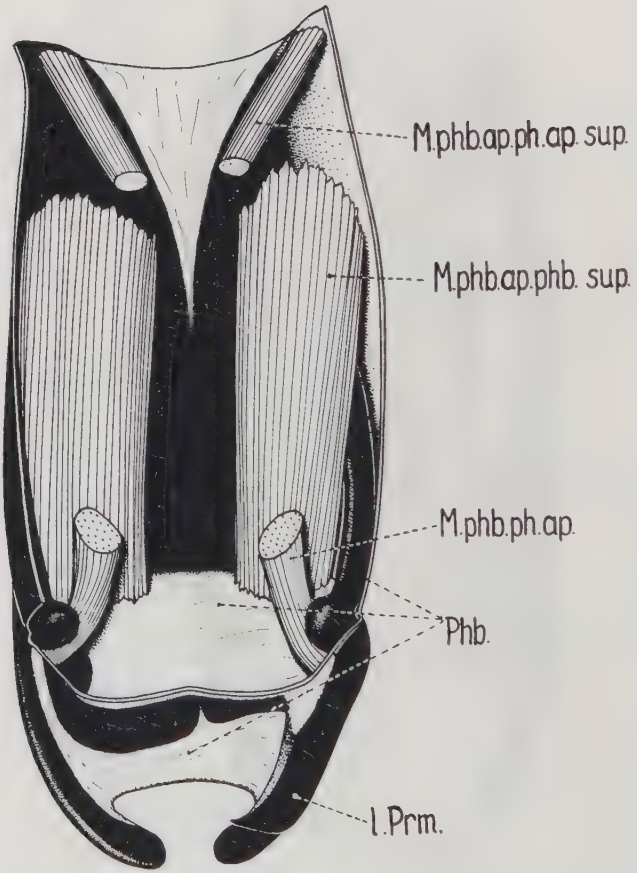

Abb. 70. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 69, jedoch der Aedoeagus extrahiert.

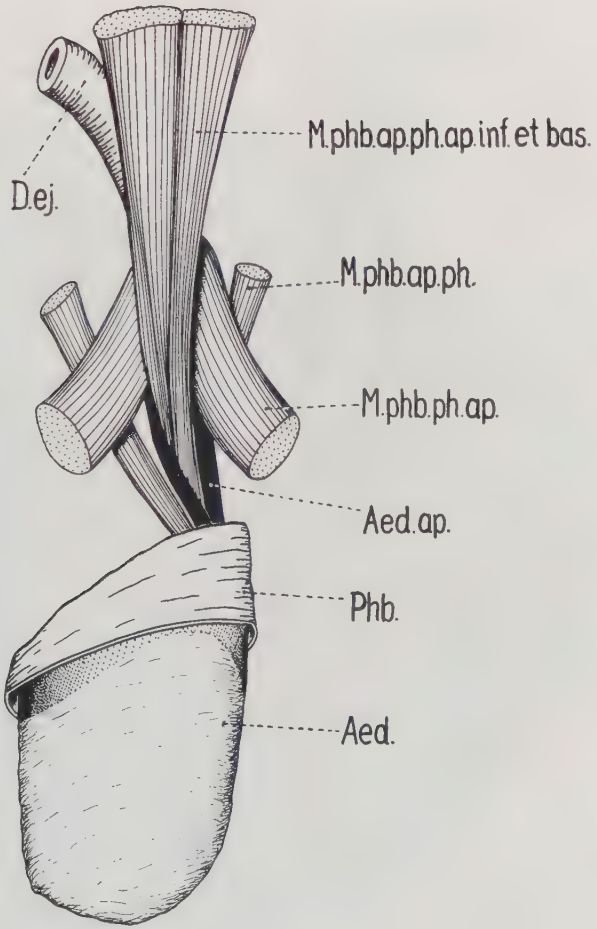

Abb. 71. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Ventralansicht des Aedoeagus.

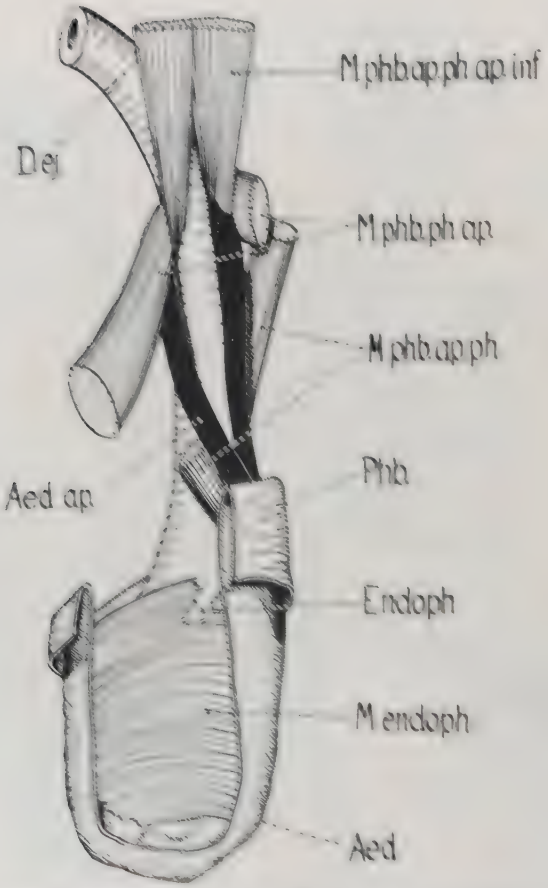

Abb. 72. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 71, jedoch einige Muskeln und ein Teil der Aedoeagalwand entfernt.

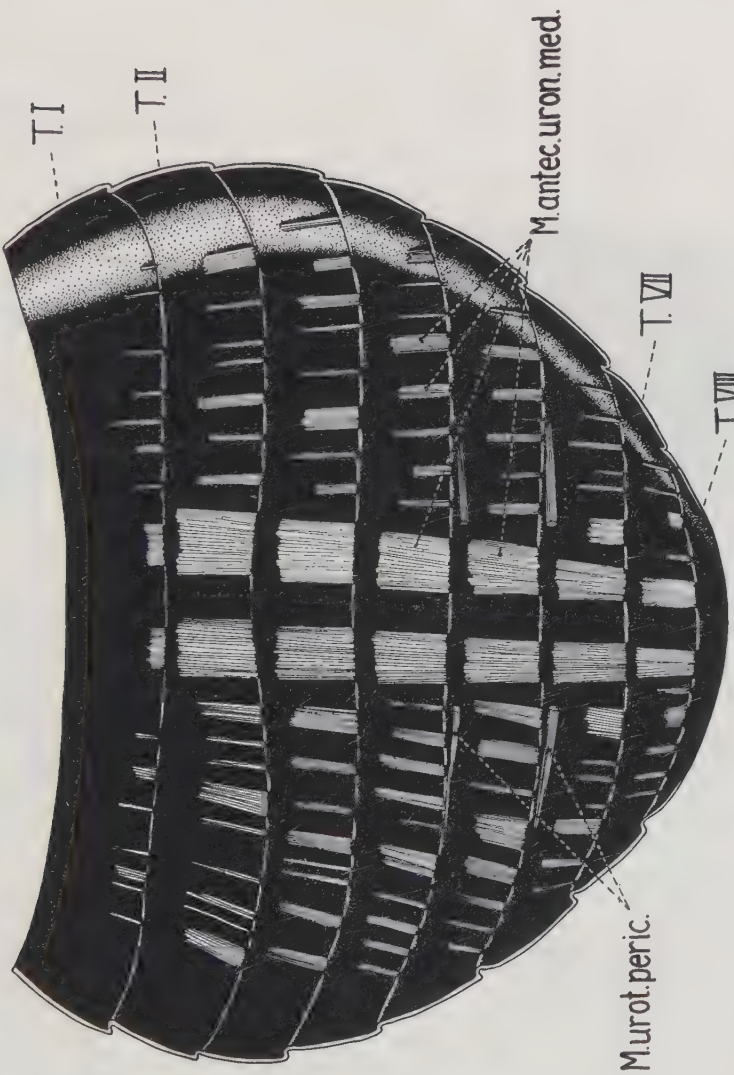

Abb. 73. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Ventraleinblick in das Abdomen mit der dorsalen Längsmuskulatur.

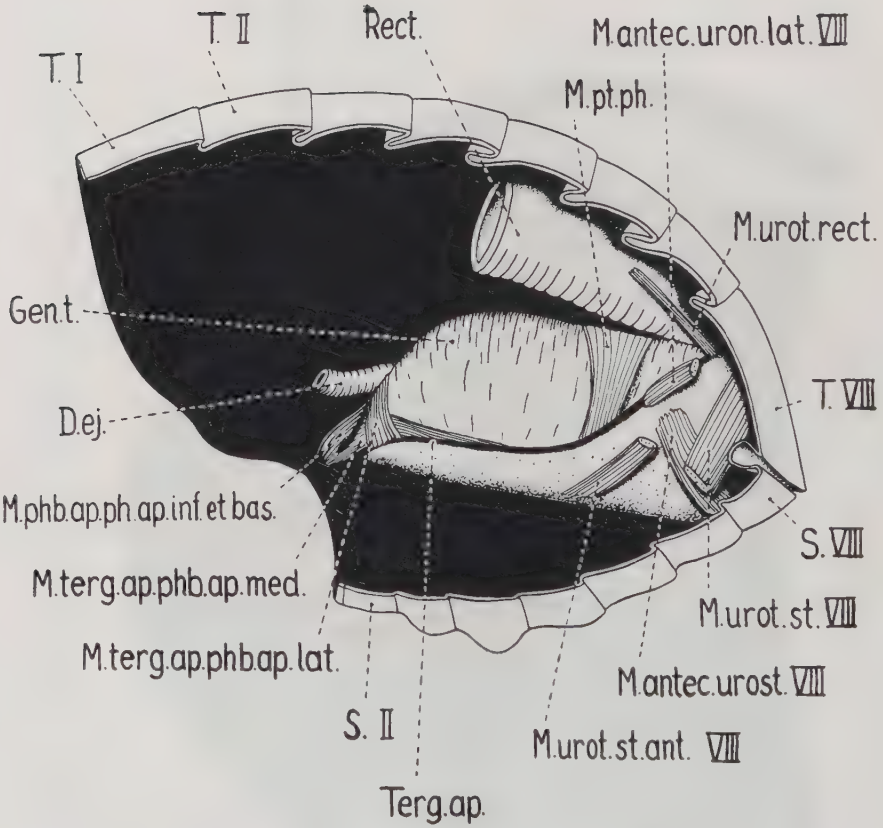

Abb. 74. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Lateraleinblick in das Abdomen, nachdem durch einen Sagittalschnitt das linke Drittel des Abdomens abgetrennt wurde.

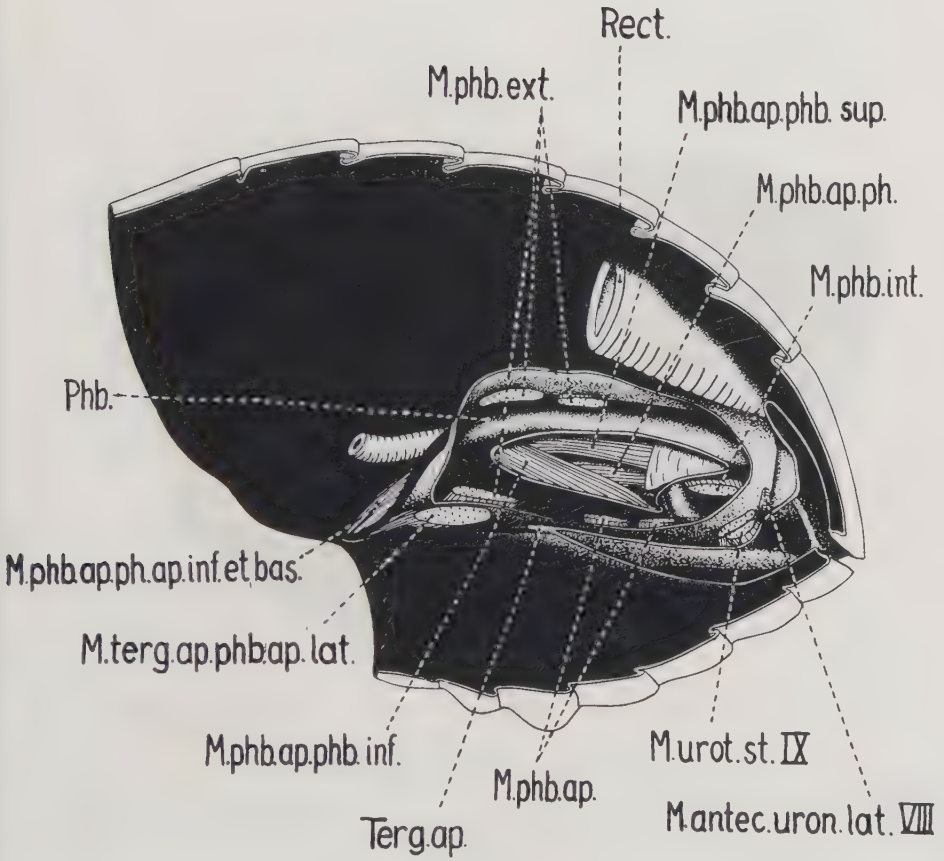

Abb. 75. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Wie Abb. 74, Sagittalschnitt jedoch weiter rechts geführt.

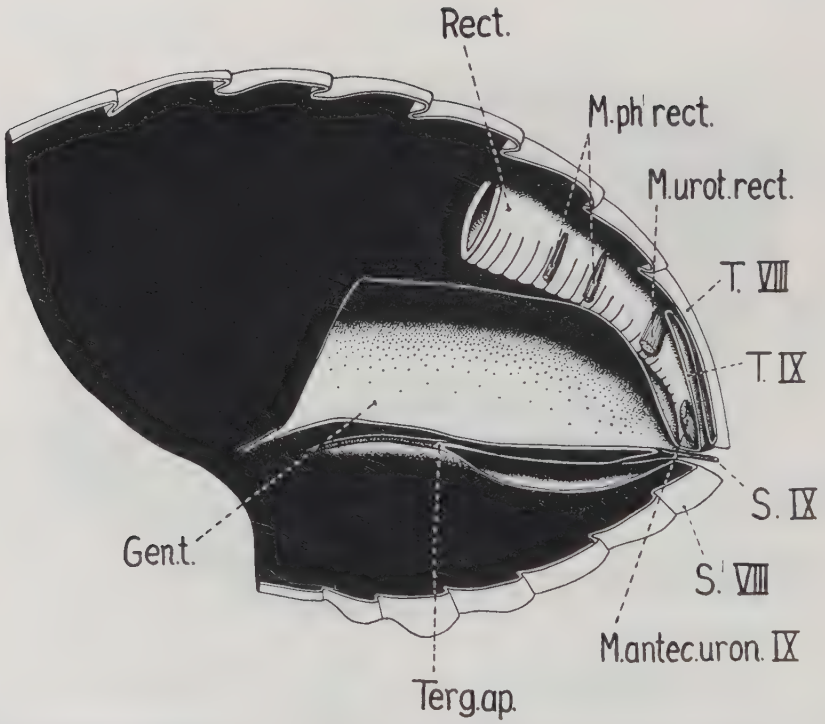

Abb. 76. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Das gleiche wie Abb. 75, Aedoeagus jedoch weggelassen.

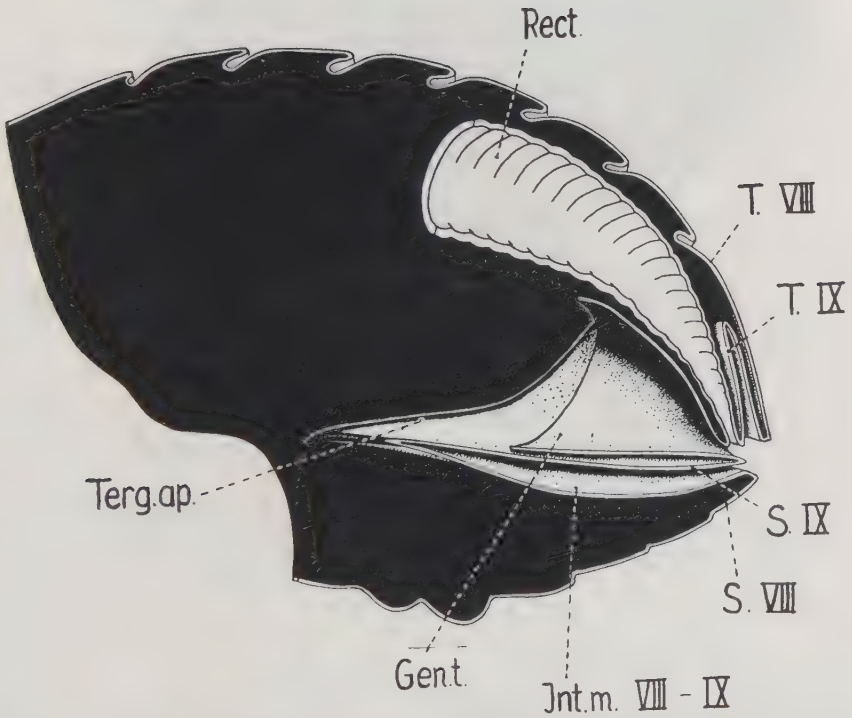

Abb. 77. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Sagittalschnitt weiter rechts liegend und Genitaltasche zum Teil entfernt.

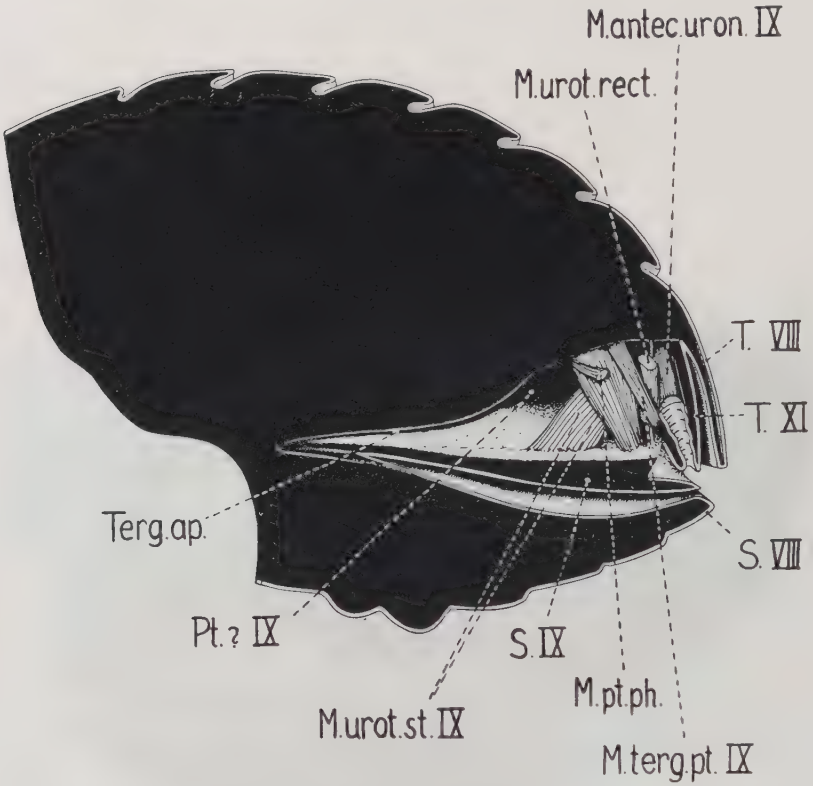

Abb. 78. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Lateraleinblick in das Abdomen mit der Muskulatur des 9. Segmentes.

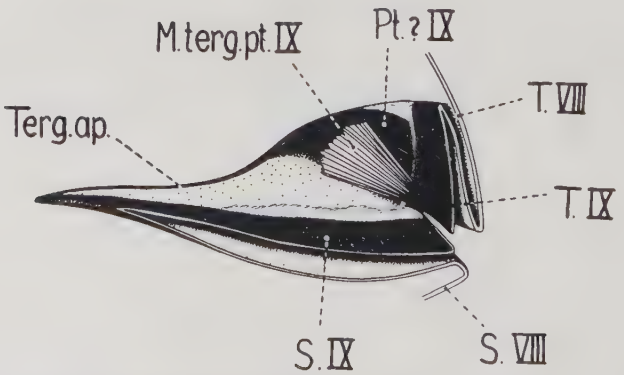

Abb. 79. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Lateraleinblick in das 9. Segment mit dem M. terg. pt., die darüber liegenden Muskeln wurden entfernt.

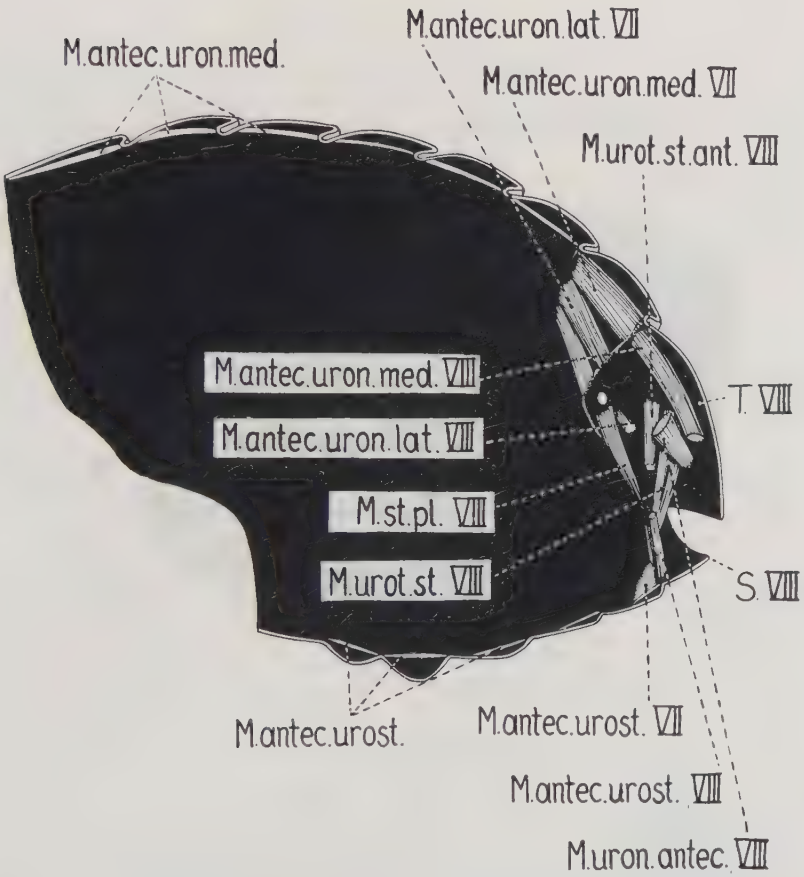

Abb. 80. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Lateraleinblick in das Abdomen mit der dorsalen und ventralen Längsmuskulatur.

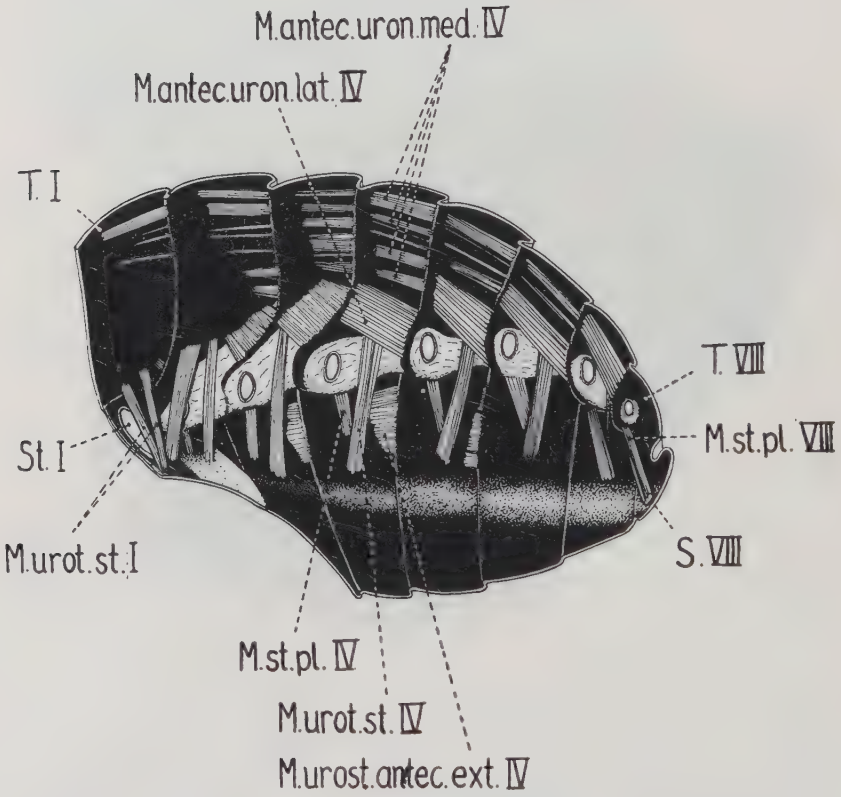

Abb. 81. *Geotrupes stercorosus* Scriba. Lateraleinblick in das Abdomen mit der gesamten Muskulatur der Segmente 1—6.

Liparus glabrirostris Küst.

Liparus glabrirostris ist ein Vertreter der Rüsselkäfer (Curculionidae) aus der Unterfamilie Hylobiinae. Dieses relativ träge und plumpe Tier ist 17—21 mm lang. Eine Besonderheit dieser Art besteht darin, daß sie infolge völliger Reduktion der Hinterflügel flugunfähig ist und an der Naht teilweise verwachsene Elytren besitzt.

Morphologie der Segmente 1 bis 7

Äußerlich kann man am Abdomen 8 Segmente unterscheiden, von denen die ersten 3 und die letzten 2 mehr oder weniger stark umgebildet oder reduziert sind. Alle Sterna sowie das VII. und VIII. Tergum sind sklerotisiert, während die übrigen Rückenplatten dünn und häutig bleiben.

Die Intersegmentalhäute sind lediglich zwischen den Terga membranös, zwischen den Sterna dagegen sklerotisiert. Gut ausgebildete, breite Intersegmentalhäute sind dorsal und ventral zwischen dem 6. und 7. sowie dem 7. und 8. Abdominalring vorhanden. Dadurch besitzen diese terminalen Segmente eine größere Beweglichkeit als die vorhergehenden.

Die Pleuren sind nicht sklerotisiert und wie die ersten sechs Terga häutig, in den Segmenten 1 bis 7 tragen sie in ihrem vorderen Drittel je ein Stigma (Abb. 82). Die Grenze zwischen tergalem und pleuralem Abschnitt ist nur durch sehr feine und undeutliche Linien markiert.

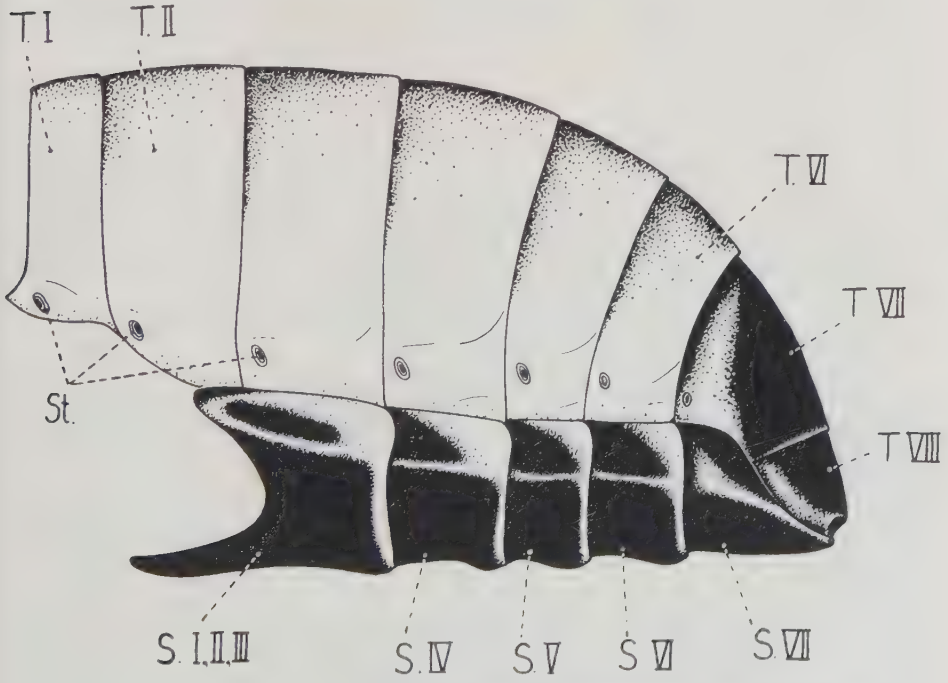

Abb. 82. *Liparus glabrirostris* Küst. Lateralansicht des Abdomens.

1. Segment:

Das 1. Segment ist nur halb so lang wie die folgenden Abdominalringe und besteht lediglich aus den Pleuralhäuten und dem Tergum. Das Sternum scheint völlig reduziert zu sein, obwohl es nicht ausgeschlossen ist, daß Reste ohne äußerlich sichtbare Naht mit dem folgenden Segment verschmolzen sind. In der Pleuralregion ragt der erste Bauchring mit einem zipfelförmigen Vorsprung in die Wand des Metathorax hinein.

2. Segment:

Im 2. Segment sind die Pleuralhäute im laterocranialen Winkel etwas verkürzt und abgeschrägt, sein Sternum ist teilweise reduziert und stark verändert. Äußerlich ist keine Naht zwischen der II. und III. Bauchplatte sichtbar. Die Beschaffenheit der Innenseite des Sternum sowie die Untersuchung der Muskulatur weisen aber darauf hin, daß Teile des II. Sternum mit dem III. verwachsen sein können.

3. Segment:

Der tergale Halbring weist keine Besonderheiten auf. Das sehr stark sklerotisierte Sternum bildet gemeinsam mit den Resten der II. Bauchplatte die caudale Wand der Gelenkpfannen für die Metacoxen. Die vorderen Teile des III. und die Rudimente des II. Sternum sind nämlich zu 2 halbkugelförmigen Platten umgebildet, zwischen denen ein in der ventralen Körperebene gelegener Fortsatz zwischen die Hinterhüften nach kopfwärts ragt. Wie auch bei den folgenden Sterna entsteht hier durch eine stumpfe seitliche Kante ein ventraler und ein lateraler Abschnitt der Bauchplatten.

4., 5. und 6. Segment:

Diese Segmente tragen keinerlei Fortsätze und unterscheiden sich lediglich in der Größe und Länge untereinander und von den übrigen. Das 4. Segment ist etwa so lang wie das 3., während sowohl 5. als auch 6. ungefähr die gleiche Länge aufweisen, aber etwas kürzer sind als das 4. Da sich das Abdomen nach hinten verjüngt, beträgt der Durchmesser des 6. Abdominalringes in der Medianebene nur noch ungefähr $^3/_4$ der Größe des 4. Ringes.

7. Segment:

Das mit Ausnahme einer schmalen häutigen Falte zwischen Tergum und Sternum und fast des gesamten caudalen Viertels der Rückenplatte sklerotisierte 7. Segment entspricht dem vorletzten sichtbaren Tergit und dem letzten von außen sichtbaren Sternit. Durch die breite Intersegmentalhaut zum VI. Tergum erlangt das VII. große Beweglichkeit. Es ist an den laterocranialen Winkeln kopfwärts ausgezogen. Die breite Intersegmentalhaut zum VIII. Tergum setzt nicht am Hinterrand des VII. Tergum an, sondern weiter cranial, da es auch caudalwärts verlängert ist (Abb. 83).

Die VII. Bauchplatte ist medial etwa $1^1/_2$ mal so lang wie die VI. und am caudalen Ende nach innen gefaltet. Ihr Hinterrand befindet sich daher an der Innenseite ungefähr in der Segmentmitte. Hier setzt die lange Intersegmentalhaut zum VIII. Sternum an (Abb. 83).

Muskulatur der Segmente 1 bis 7

Wie bei den beiden anderen Arten besitzen die Abdominalringe 1—7 typische, in mediale und laterale Bänder geteilte, dorsale Längsmuskeln. Auch die tergo-sternalen und sterno-pleuralen Stränge sind vorhanden, wobei die ersten in zwei fast parallel verlaufende Bündel gespalten sind, die sich im Gegensatz zu Harpalus nicht kreuzen. Am 1. Abdominalring fehlt der sterno-pleurale Muskel völlig, während der tergo-sternale hier wie auch im 7. Ring nur aus einem Strang besteht (Abb. 117).

Am auffallendsten sind die Veränderungen der ventralen Längsmuskulatur, da diese in den ersten drei Segmenten fehlt und in den Sterna IV bis VII nur schwach entwickelt ist. Welchem Segment jener Muskel zuzurechnen ist, der ventral Thorax und Abdomen miteinander verbindet, läßt sich mit Sicherheit nicht entscheiden (Abb. 117).

Eine auffällige Besonderheit zeigt Liparus mit der Ausbildung urosterno-antecostaler Muskeln in den Abdominalringen 4 bis 6. Diese Stränge sind sehr kurz und liegen in entsprechenden Aussparungen der sehr dicken Sternalwand unmittelbar unter den Antecostae (Abb. 110—116). Sie können Antagonisten zu den übrigen ventralen Längsbändern darstellen.

Gewisse Abweichungen des Muskelverlaufes im 7. Segment sind bedingt durch die veränderte Gestalt und die besondere Lage der Teile des 8. Ringes. So tragen sowohl Dorsal- wie auch Ventralplatte Muskelbänder, die als Antagonisten zur übrigen Längsmuskulatur fungieren. Es sind dies der M. uronoto-antecostalis VII und der M. urosterno-antecostalis VII, die am cranialen

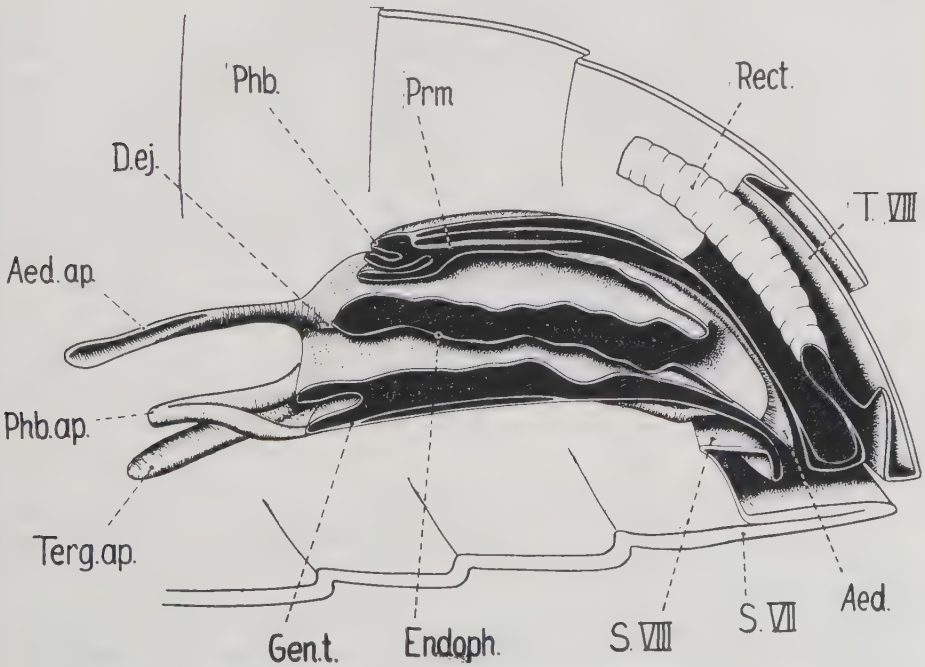

Abb. 83. *Liparus glabrirostris* Küst. Sagittalschnitt durch das Abdomen ohne Muskulatur.

Rand des VIII. Tergum beziehungsweise des VIII. Sternum inserieren. Der erste nimmt seinen Ursprung im caudalen Teil der VII. Rückenplatte, der zweite entsprechend in der VII. Bauchplatte. Wegen der teilweisen Einschachtelung des 8. Ringes in den 7. ist der Verlauf aller Längsmuskeln des 7. Segmentes mehr oder weniger ausgeprägt vertikal oder sogar caudo-craniad (Abb. 87—89, 97—102, 110, 114—116).

Morphologie und Muskulatur des Segmentes 8

Dieses Segment besteht aus einem großen Tergum und einem stark rückgebildeten Sternum. Das erste ist zur Hälfte, das letzte ganz, teleskopartig in das 7. Segment eingeschoben. Der Seitenrand der Rückenplatte trägt in der dorsalen Hälfte zwei zähnchenförmige Vorsprünge, der Vorderrand aber ist leicht wulstig verdickt und die lateralen Winkel sind apophysenartig craniad ausgezogen.

Der Hinterrand des VIII. Tergum ist auf die gleiche Weise wie der des VII. Sternum nach innen gefaltet. Diese Rückfaltung verläuft im Gegensatz zum VII. Sternum ohne Bildung einer scharfen Kante, vielmehr ist diese sehr breit, wie aus der Abb. 83 ersichtlich ist.

Das zu diesem Segment gehörige VIII. Sternum ist ein schmales Sklerit, das über dem umgeschlagenen Hinterende der VII. Bauchplatte liegt und mit dieser durch eine lange Intersegmentalhaut verbunden wird (Abb. 83). Wie die Ventralansicht zeigt, heben sich 2 stärker sklerotisierte Bereiche ab, während der übrige Teil des Sternum membranös bleibt (Abb. 85). An seinem Hinterrand setzt die membranöse, ventrale Wand der Genitaltasche an.

Der M. antecosta-antecostalis uronotum medialis ist sehr kräftig entwickelt und fungiert als Heber des 9. Segmentes. Sein Ursprung liegt am Vorderrand des VIII. Tergum, seine Insertion aber ist im Verlaufe der Reduktion des IX. Tergum ventrad gewandert und befindet sich an der Basis der gabelförmigen Äste des Tergalapodems (Abb. 97—93, 101—104, 110—112, 114, 115). Neben vorigem inseriert der M. antecosta-antecostalis uronotum lateralis, hat aber seine ursprüngliche Funktion als Retractor des folgenden Tergum noch inne, obgleich sich seine Ansatzstelle wie bei obigem geändert hat. Der Ursprung befindet sich nämlich auf den stark verlängerten laterocranialen Winkeln der VIII. Rückenplatte (Abb. 87—92, 97—101, 103, 110, 112, 114, 115). Flache, sehr kräftige und verflochtene Stränge bilden den M. uronoto-antecostalis VIII, dessen Ansatzstelle sich ebenfalls am Lateralrand des herzförmigen, sklerotisierten Rudimentes vom 9. Segment befindet. Er entspringt im gesamten medialen Teil des VIII. Tergum und dient als Levator des 9. Abdominalringes und damit als Schließer der Hinterleibsöffnung (Abb. 87—90, 111—113).

Als schwach ausgebildetes Band hat der M. antecosta-antecostalis urosterni die Aufgabe des Depressors für das 9. Segment. Er öffnet also auch die Genitaltasche. Seinen Ursprung hat er am cranialen Rand des rudimentären VIII. Sternum, seine Insertion neben den gabelförmigen Tergalapodemästen (Abb. 101, 112, 113).

Der M. urotergo-sternalis ist sehr stark und umgreift beiderseits die Genitaltasche. Dieser Muskel ist am Schließen der Hinterleibsöffnung maßgeblich beteiligt. Ist das Begattungsorgan schon teilweise retrahiert, so kann der Muskel dieses weiter zurückstoßen, indem er das VIII. Sternum von unten

gegen die keilförmige Spitze des Aedoeagus drückt. Er setzt am gesamten sklerotisierten Teil des VIII. Sternum an und entspringt caudal etwa in der Mitte des VIII. Tergum (Abb. 87—89, 100—102, 110, 111, 114, 115).

Der M. urosterno-tergoapodemalis ist ein asymmetrisches Paar flacher Bänder, die am cranialen Rand des Sternum VIII ihren Ursprung haben und in der laterobasalen Hälfte des Tergalapodems ansetzen (Abb. 97—99, 110). Bei ihrer gleichzeitigen Kontraktion senken diese Muskeln das Tergalapodem, erfolgt das Zusammenziehen einseitig, so wird das Apodem seitwärts bewegt. Alle an der Bewegung des Tergalapodems beteiligten Muskeln wirken mittelbar auf die Bewegung des Kopulationsapparates ein, da dieser mit dem Apodem durch weitere Stränge verbunden ist.

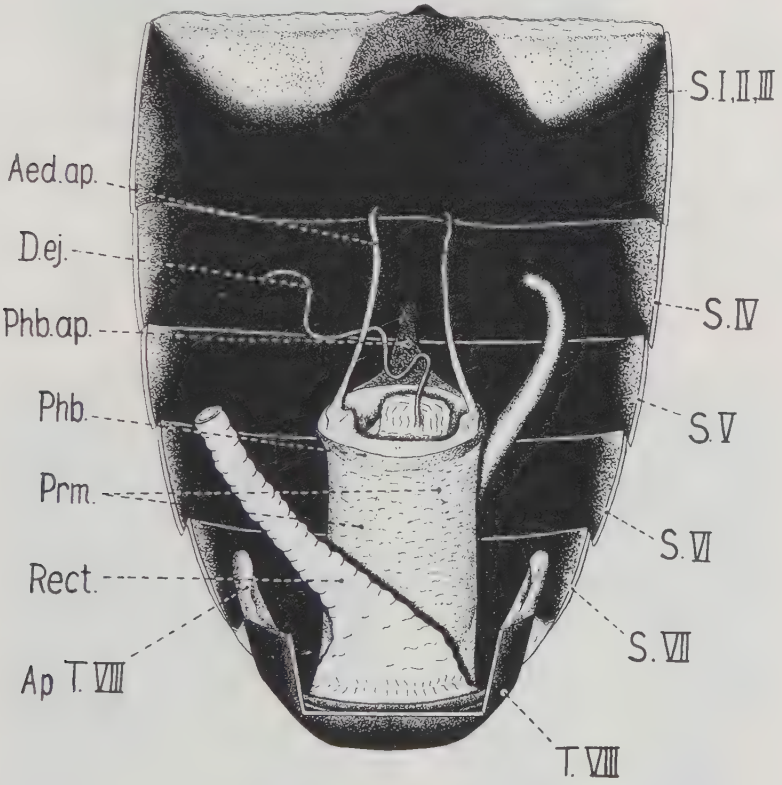

Abb. 84. *Liparus glabrirostris* Küst. Dorsaleinblick in das Abdomen.

Morphologie des Segmentes 9

Das 9. Segment ist stark umgebildet und besteht nur noch aus einem herzförmigen Sklerit, das in der ventralen Wand der Genitaltasche liegt. Auf diesem Rudiment entspringt gabelförmig eine auffällig große, thorakalwärts gerichtete Apophyse. Dieser als Sützapparat des Aedoeagus dienende und Ventralapodem oder häufiger Spiculum gastrale genannte Fortsatz erstreckt sich unterhalb der Genitaltasche thorakalwärts bis in die Höhe des 4. Segmentes. Die Gabel am

Ursprung ist sehr kurz, so daß die Apophyse selbst nahe ihrer Basis die Form eines runden, fast in der ganzen Länge gleich starken Schaftes annimmt. Die Apophyse verläuft etwas bogig und liegt außerhalb der Medianebene, wie aus den Abb. 84—86 ersichtlich ist.

Eindeutig zu diesem Segment gehörende Muskeln wurden nicht gefunden, was mit der weitgehenden Reduktion dieses Abdominalringes in Zusammenhang gebracht werden muß. Sie sind entweder ebenfalls reduziert oder aber völlig in den genitoanalen Komplex einbezogen worden.

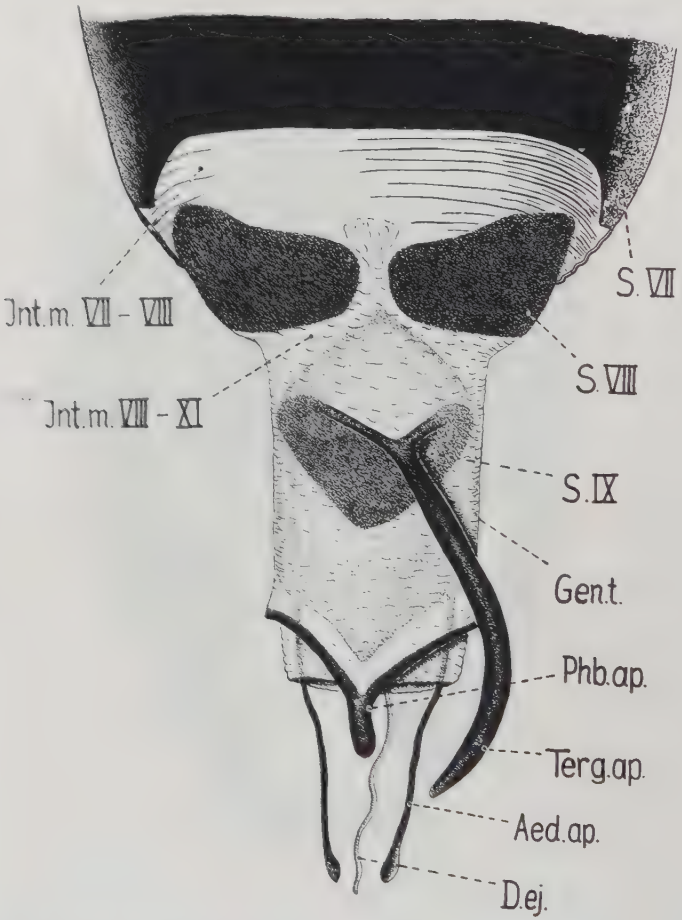

Abb. 85. *Liparus glabrirostris* Küst. Dorsaleinblick in das Abdomenende. Kopulationsapparat herausgeklappt, so daß dessen Ventralseite sichtbar ist.

Morphologie des Genitoanalkomplexes

Der Aedoeagus liegt in einer häutigen Tasche, deren ventrale Wand am Hinterrand des stark reduzierten VIII. Sternum ihren Ursprung nimmt und die dorsal am Enddarm beginnt. Dieser häutige Sack, der sich innerhalb des Abdomens kopfwärts erstreckt, endet an der ringförmigen Phallobasis. In die ven-

trale Wand ist das Rudiment des 9. Segmentes einbezogen, welches das Ventralapodem trägt (Abb. 87).

In der Phallobasis liegt ein Chitinring, der dorsal die beiden caudalwärts gerichteten Parameren und ventrocranial eine Apophyse trägt (Abb. 83–86). Die Parameren sind dünne, wenig sklerotisierte, blättchenförmige Fortsätze, die dicht beieinander liegen und am Phallobasisring entspringen. Sie sind in ihrer ganzen Breite an diesem festgewachsen, infolge ihrer geringen Stärke sehr elastisch und in dorsoventraler Richtung biegsam (Abb. 83, 84, 86). Die distal gerundete Apophyse der Phallobasis besitzt etwa die Länge eines der mittleren Segmente. Sie bildet die Fortsetzung des ventral gabelförmig zusammengewachsenen Chitinringes der Phallobasis und ist etwa genau so stark wie das Ventralapodem (Abb. 85).

Mit der Phallobasis ist der Aedoeagus verbunden (Abb. 83). Er erhält Form und Halt durch einen festen Rahmen, der caudal zugespitzt und leicht verbreitert ist, an den Seiten parallel verläuft und am Vorderrand in eine mediane Spitze und ein Paar seitlicher Apophysen ausgezogen ist (Abb. 85).

Während die mediane Spitze kurz ist und vorn nicht aus dem Phallus herausragt, sind die beiden Apophysen sehr lang und dünn und am distalen Ende leicht löffelartig verbreitert. Ihre Länge gleicht etwa der des Tergalapodemes, während sie viel schwächer als dieses sind (Abb. 83, 85).

Die übrigen Teile des Aedoeagus sind häutig. In seinem Inneren befindet sich der membranöse Endophallus, der distal nach außen mündet und sich proximal in den sehr dünnen Ductus ejaculatorius fortsetzt (Abb. 83).

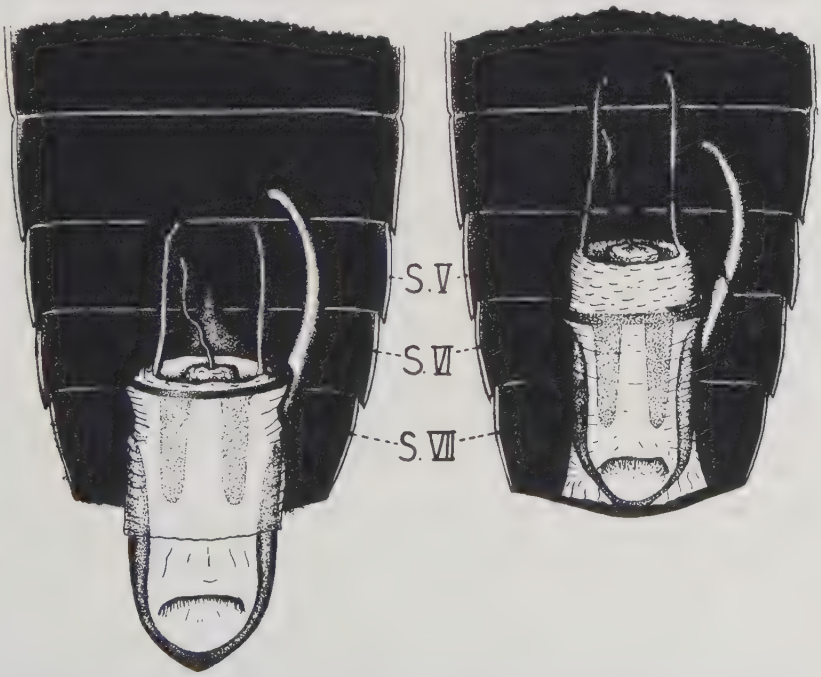

Abb. 86. *Liparus glabrirostris* Küst. Dorsaleinblick in das Abdomen. Aedoeagus auf dem linken Bild protrahiert, auf dem rechten retrahiert.

Die Muskulatur des Genitoanalkomplexes

Die nachfolgend beschriebenen Muskeln gehören zum Genitoanalkomplex.

M. urotergo-phallicus. Dieser schwache Längsmuskel hat die Aufgabe eines Retractors der Genitaltaschenbasis, auf der er dorsomedial inseriert. Sein Ursprung liegt am cranialen Rand des Tergum VIII (Abb. 87—93, 113).

M. urosterno-phallobasicus. Am cranialen Rand des rudimentären 9. Segmentes entspringt dieser fächerförmige, unpaarige Muskel, und stellt einen ventralen Protractor der Phallobasis dar. Seine Insertion befindet sich lateral an der Apophyse der Phallobasis (Abb. 89—92, 97, 98, 113).

M. tergoapodemo-phallobasicus. Der haubenförmige Ursprung am cranialen Endviertel des Tergalapodemes und die Insertion links an der ventralen sowie der dorsalen Seite der Phallobasis und seiner Apophyse weisen diesen kräftigen, fächerförmigen Muskel als Retractor der Phallobasis aus (Abb. 87 bis 90, 97, 103—105).

M. phallobasicus. Der dorsal auf dem Phallobasalring liegende Muskel hat transversalen Verlauf und inseriert lateral an beiden Seiten dieses Ringes. Er besteht aus sich ineinander verschlingenden Faserbündeln, die sich mit Methylenblau nur schlecht anfärben. Seine Funktion kann mit der Erzeugung eines erhöhten Flüssigkeitsdruckes im Aedoeagus und an seiner Fixierung in der protrahierten Lage zusammenhängen (Abb. 87, 88).

M. phallobaso-phalloapodemalis. Die breiten und stark fächerförmigen Bänder dieses Muskels haben die Aufgabe, den Aedoeagus zu protrahieren. Er besteht aus einem sehr ungleichen Paar von Strängen, die an der cranialen Spitze der miteinander durch eine Membran verbundenen Aedoeagalapophysen inserieren und ihren Ursprung am gesamten Phallobasalring und seiner Apophyse haben (Abb. 87—89, 97, 103, 105).

M. interphalloapodemalis. Nur ein Paar sehr kurzer Stränge, die die beiden Aedoeagalapophysen miteinander verbinden, stellen diesen Muskel dar (Abb. 95). Bei Kontraktion des rechten Bandes wird die Spitze des Aedoeagus nach links bewegt und umgekehrt. Die Apophysen selbst verschieben sich dabei parallel zueinander. Damit ist dieser Muskel ein indirekter Seitwärtsbeweger der Aedoeagusspitze.

M. phalloapodemo-ductalis. Durch diesen Strang wird der Ductus ejaculatorius festgehalten (Abb. 95). Er entspringt an den Aedoeagalapophysen.

M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis. Wie schon sein Name sagt, liegt der Ursprung dieses Muskels auf der Apophyse des Phallobasalringes, den er mit den Spitzen der Aedoeagalapophysen verbindet (Abb. 108—109). Er ist an der Protraktion des Aedoeagus beteiligt.

M. phallobasoapodemo-endophallicus. Obwohl dieser Muskel ventral und lateral auf dem Endophallus inseriert, ist er der maßgebende Retraktor des Aedoeagus. Sein Ursprung liegt an der Phallobasalapophyse (Abb. 105—109).

M. phalloapodemo-endophallicus longus. Dieses sehr lange Band, das am zygomatischen Abschnitt der Aedoeagalapophysen einen haubenförmigen Ursprung besitzt, inseriert in der Spitze des Begattungsorganes, nahe beim Übergang des Exophallus in den Endophallus (Abb. 89, 90, 95, 103—109). Seine Aufgabe besteht darin, den protrahierten Penis nach unten abzuknicken.

Der Retraktion des Endophallus dienen drei Muskeln, die alle an den Aedoeagalapophysen entspringen und an verschiedenen Stellen des Endophallus ansetzen.

M. phalloapodemo-endophallicus dorsalis. Ein sehr langes, dorsal am Endophallus ansetzendes Band (Abb. 94, 106, 107);

M. phalloapodemo-endophallicus brevis. Dieser Muskel verbindet die Spitzen der Aedoeagalapophysen mit der ventralen Basis des Endophallus (Abb. 87—90, 94, 109);

M. phalloapodemo-endophallicus basalis. Er setzt ebenfalls an der Basis des Endophallus, aber weiter dorsal, an. Sein Ursprung liegt am proximalen Teil der Aedoeagalapophysen (Abb. 95).

Weitere 3 Muskeln dienen zum Bewegen und Festhalten des Darmendes:

M. urotergo-rectalis transversalis. Er entspringt lateral an der Genitaltasche und kreuzt, zum Teil unter zum Teil über dem tergo-phallischen Muskel liegend, diesen (Abb. 89—92, 111—113);

M. urotergo-rectalis longitudinalis. Dieses schmale Längsband nimmt seinen Ursprung am cranialen Rand des Tergum VIII und inseriert dorsal am Rektum (Abb. 87—93, 113);

M. occlusor rectalis. Dieses unpaare Band liegt quer auf dem dorsalen Teil des Enddarmes und setzt beiderseits am rudimentären 9. Segment an. Es fungiert als Schließer des Rektum (Abb. 91).

Verzeichnis der Abdominalmuskeln von *Liparus glabrirostris* Küst.

M. antecosta-antecostalis uronotum medialis (M. antec. uron. med.)
M. antecosta-antecostalis uronotum lateralis (M. antec. uron. lat.)
M. uronoto-antecostalis (M. uron. antec.)
M. antecosta-antecostalis urosterni (M. antec. urost.)
M. urosterno-antecostalis (M. urost. antec.)
M. urotergo-sternalis (M. urot. st.)
M. sterno-pleuralis (M. st. pl.)
M. urotergo-phallicus (M. urot. ph.)
M. urotergo-rectalis longitudinalis (M. urot. rect. longit.)
M. urotergo-rectalis transversalis (M. urot. rect. transv.)
M. occlusor rectalis (M. occul. rect.)
M. urosterno-tergoapodemalis (M. urost. terg. ap.)
M. urosterno-phallobasicus (M. urost. phb.)
M. tergoapodemo-phallobasicus (M. terg. ap. phb.)
M. phallobasicus (M. phb.)
M. phallobaso-endophallicus (M. phb. endoph.)
M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis (M. phb. ap. ph. ap.)
M. interphalloapodemalis (M. int. ph. ap.)
M. phallobaso-phalloapodemalis (M. phb. ph. ap.)
M. phalloapodemo-ductalis (M. ph. ap. duct.)
M. phalloapodemo-endophallicus longus (M. ph. ap. endoph. long.)
M. phalloapodemo-endophallicus brevis (M. ph. ap. endoph. br.)
M. phalloapodemo-endophallicus dorsalis (M. ph. ap. endoph. dors.)
M. phalloapodemo-endophallicus basalis (M. ph. ap. endoph. bas.)

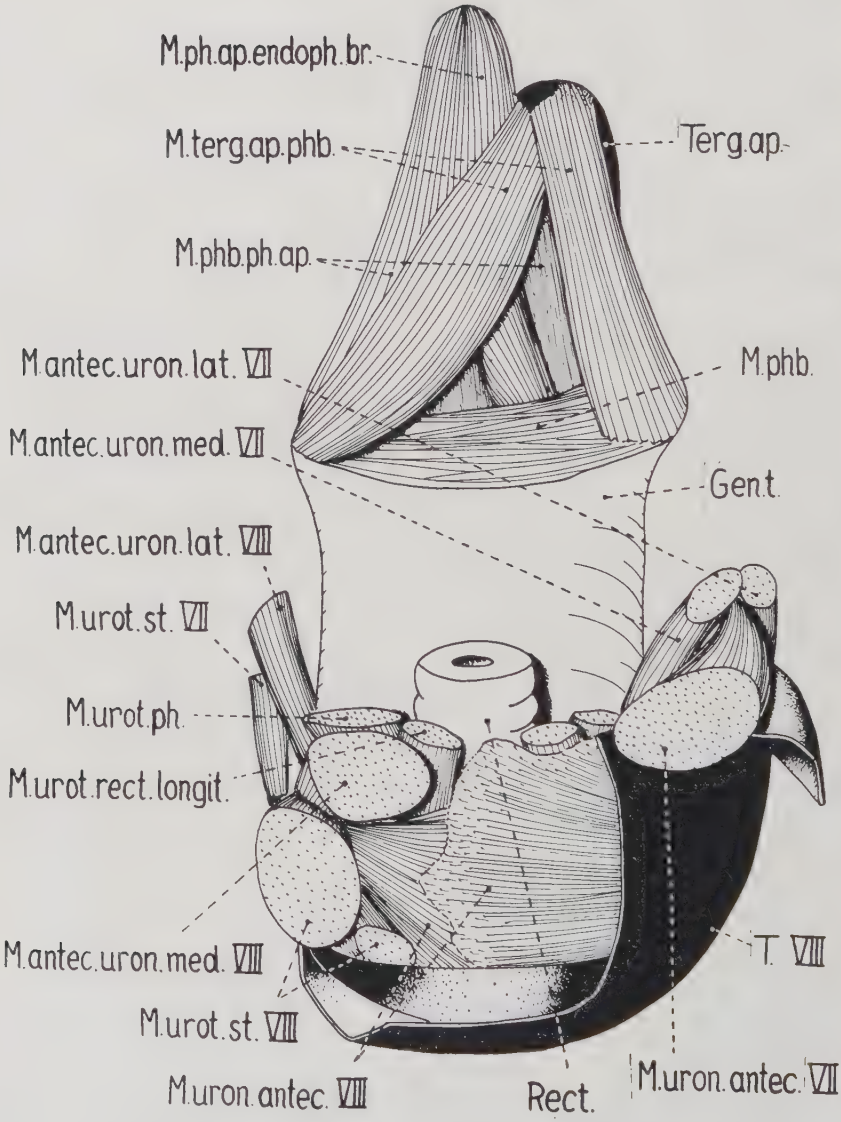

Abb. 87. *Liparus glabrirostris* Küst. Dorsalansicht des Kopulationsapparates. Ein Teil des Tergum VIII abgetragen.

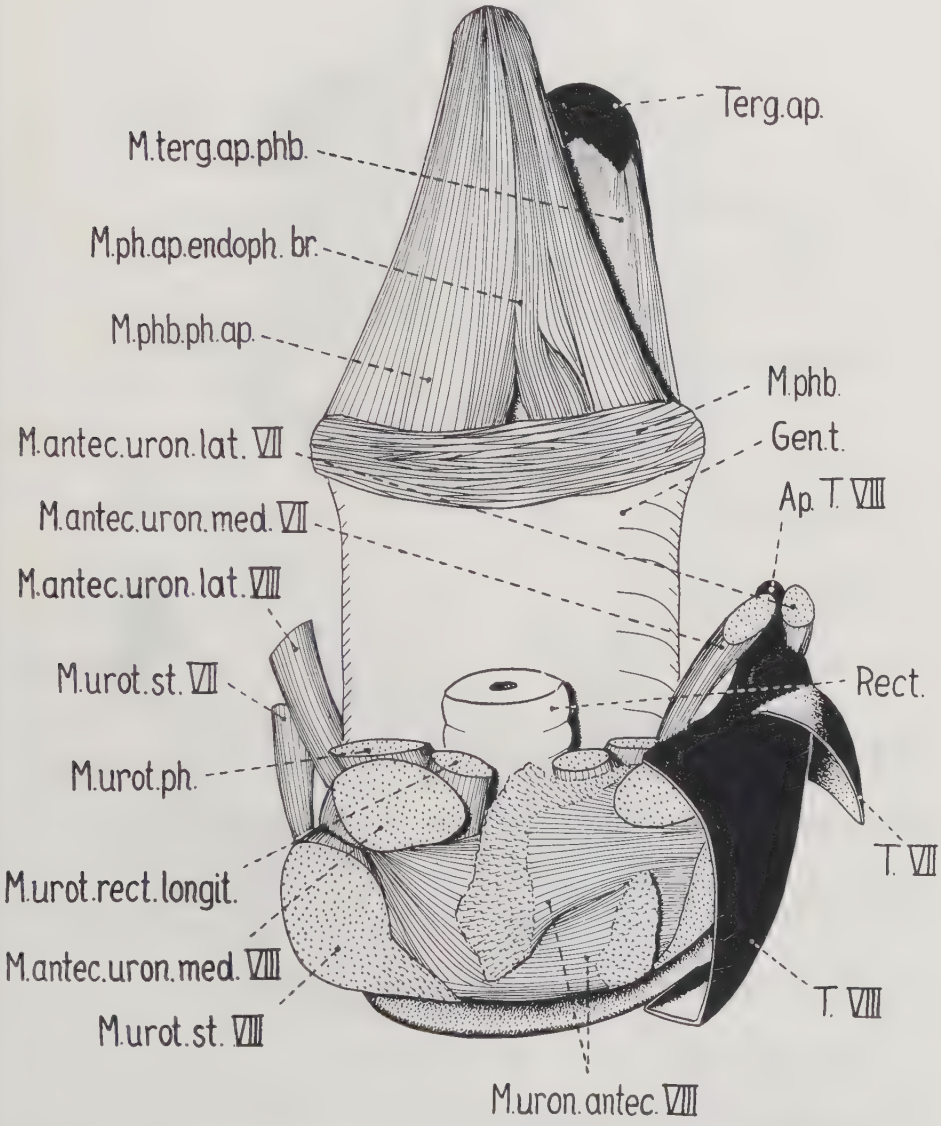

Abb. 88. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 87, jedoch nach Entfernung der beiden M. terg. ap. phb.

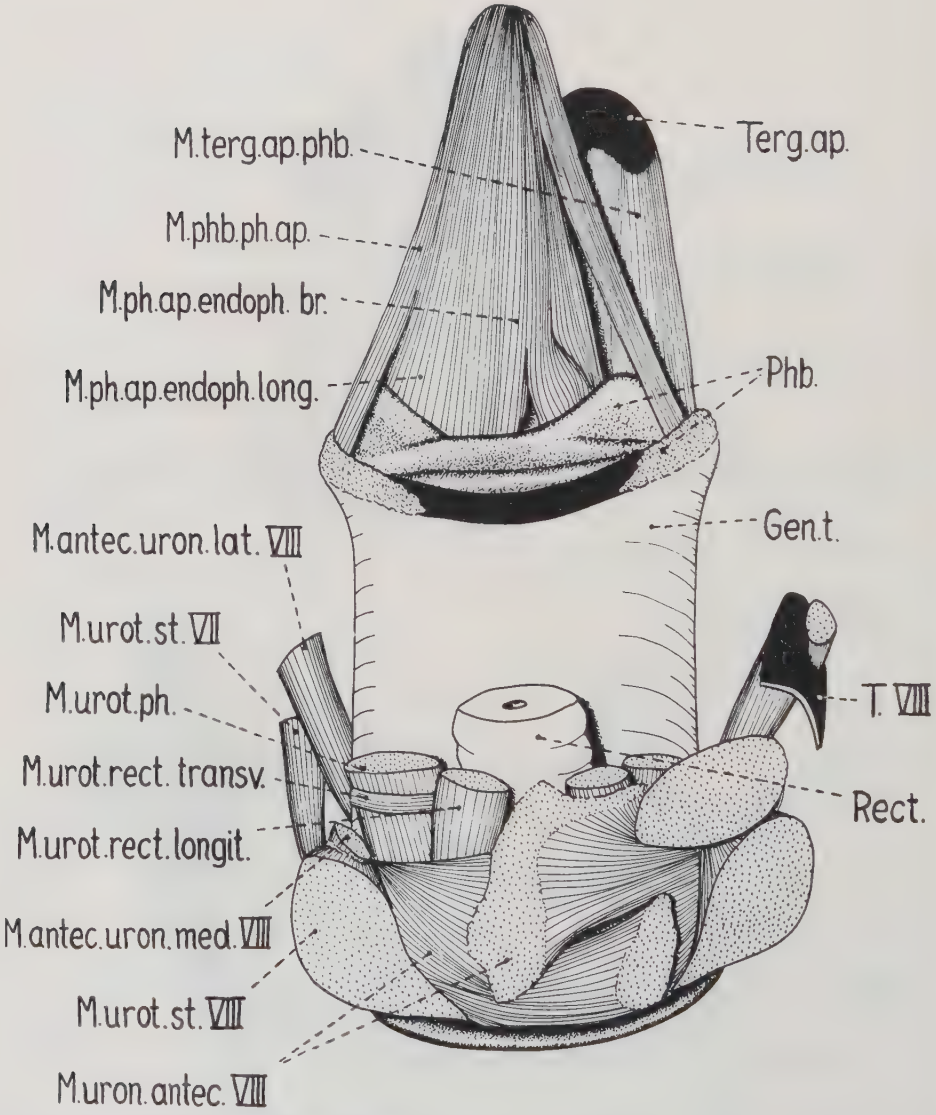

Abb. 89. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 88, jedoch Tergum VIII fast ganz entfernt. Die M. phb., M. phb. ap., M. antec. uron. med. VIII ganz oder zum Teil abgetragen.

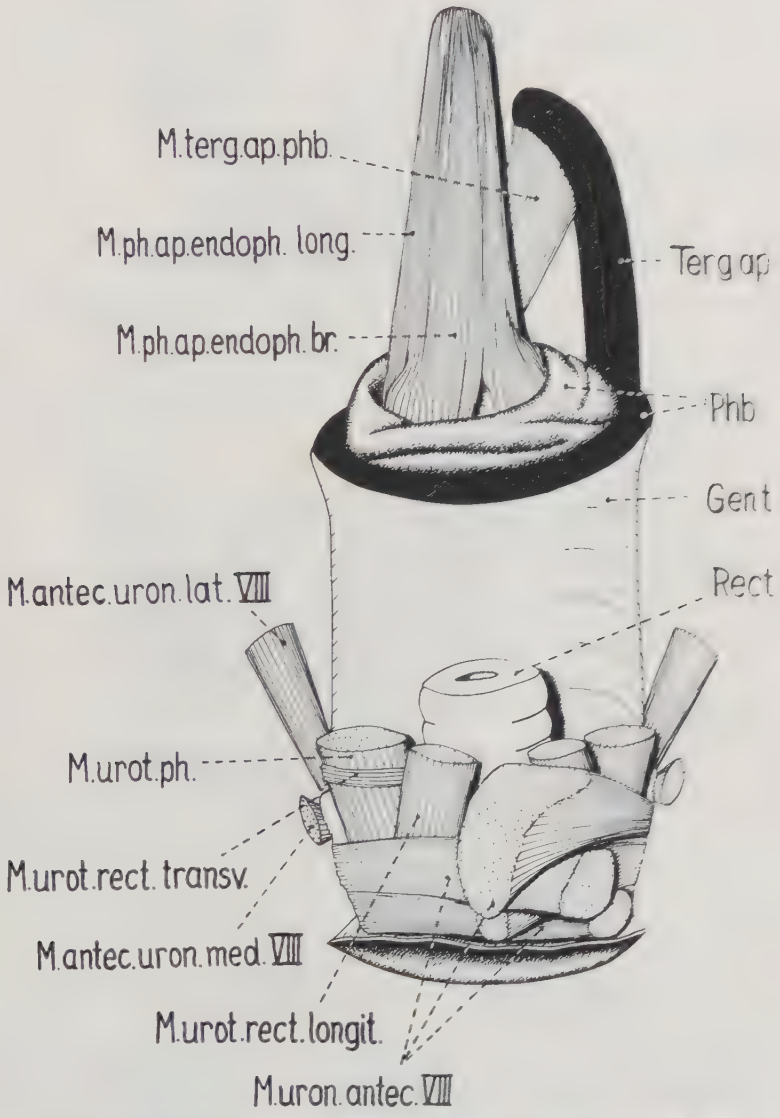

Abb. 90. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 89, jedoch auch die M. urot. st. VII, M. antec. uron. med. VIII, M. urot. st. VII ganz, sowie weitere Teile der M. terg. ap. phb. und M. phb. ph. ap. abgetrennt.

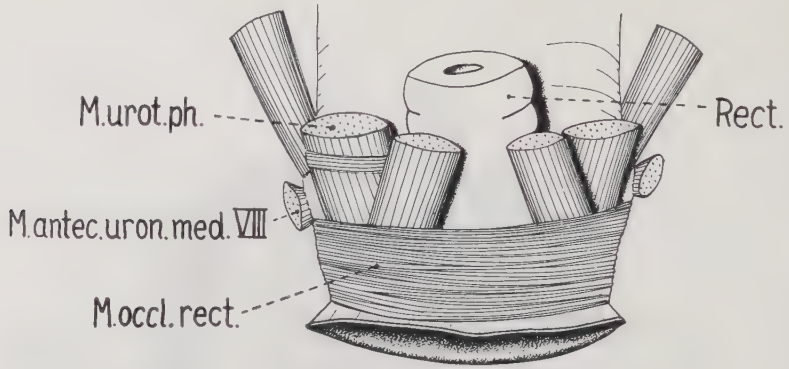

Abb. 91. *Liparus glabrirostris* Küst. Dorsalansicht des analen Teiles der Genitaltasche mit dem Darmende.

Abb. 92. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 91, jedoch der M. occ. rect. entfernt.

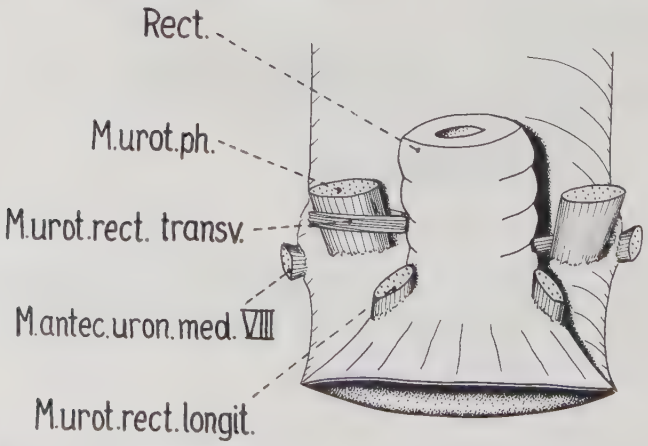

Abb. 93. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 92, jedoch weitere Muskeln abgetragen.

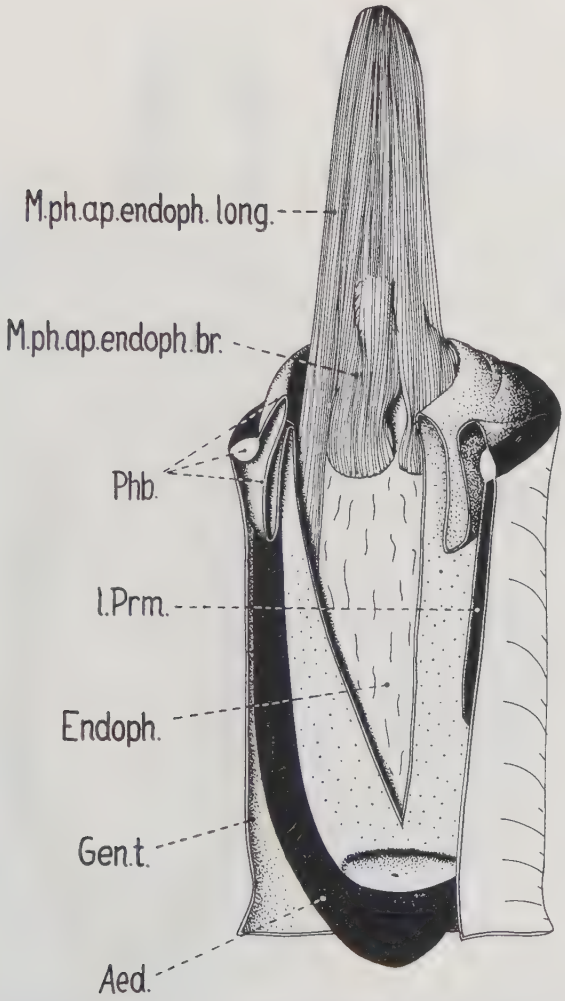

Abb. 94. *Liparus glabrirostris* Küst. Dorsalansicht des Aedoeagus. Die am Genitaltaschendende gelegene Muskulatur weggenommen, dazu ein Sektor aus der dorsalen Genitaltaschenwand und Aedoeagalwand abgetragen.

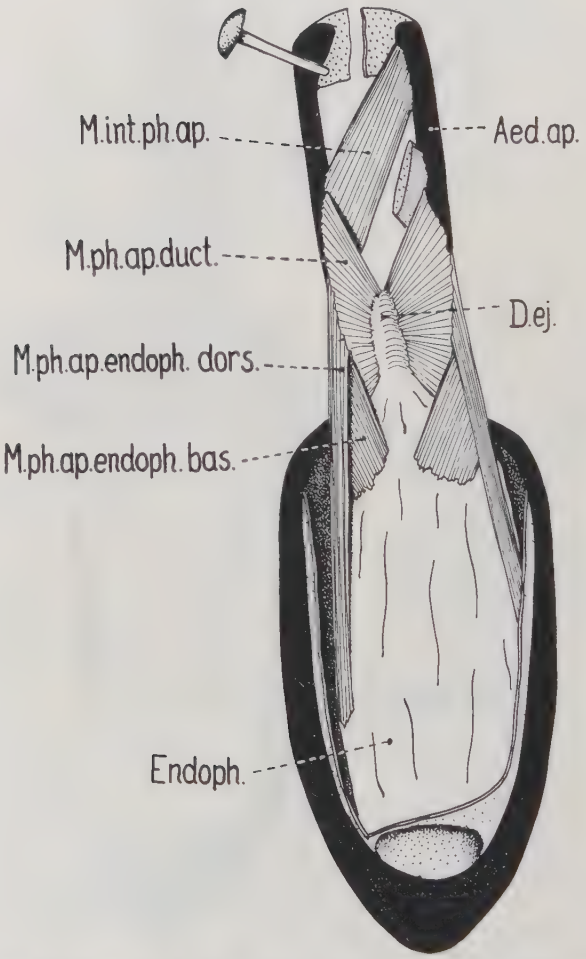

Abb. 95. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 94, aber Genitaltasche und M. ph. ap. endoph. long. völlig entfernt. Die linke Aedoeagalapophyse mit einer Nadel abgezogen, so daß der M. int. ph. ap. sichtbar wird.

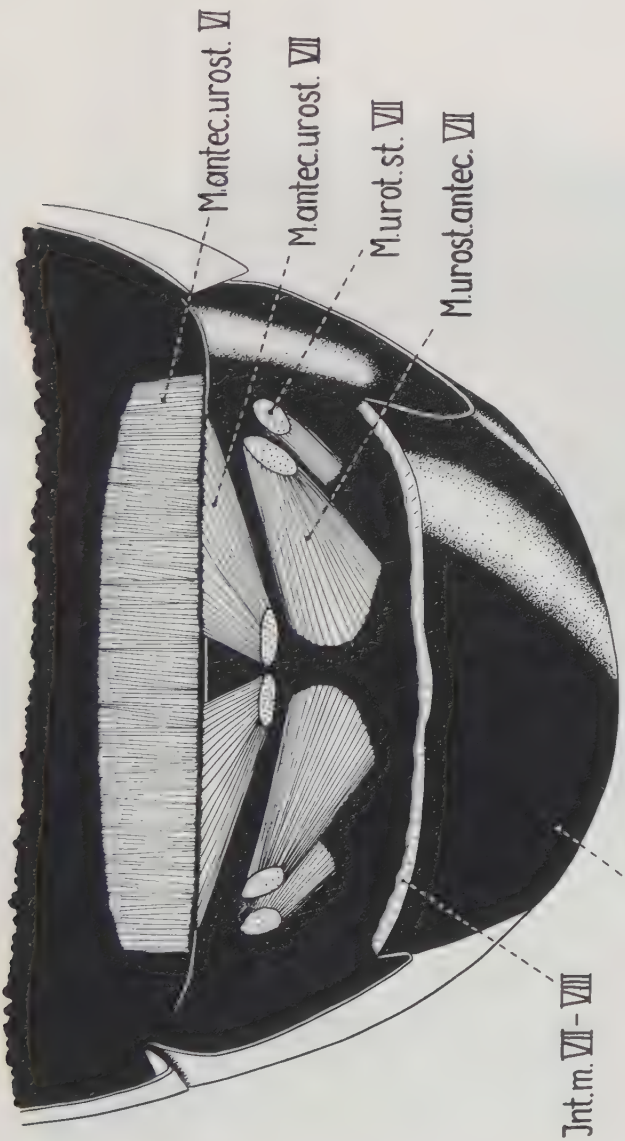

Abb. 96. *Liparus glabrirostris* Küst. Dorsaleinblick in die Sterna VII und VIII mit deren Muskulatur.

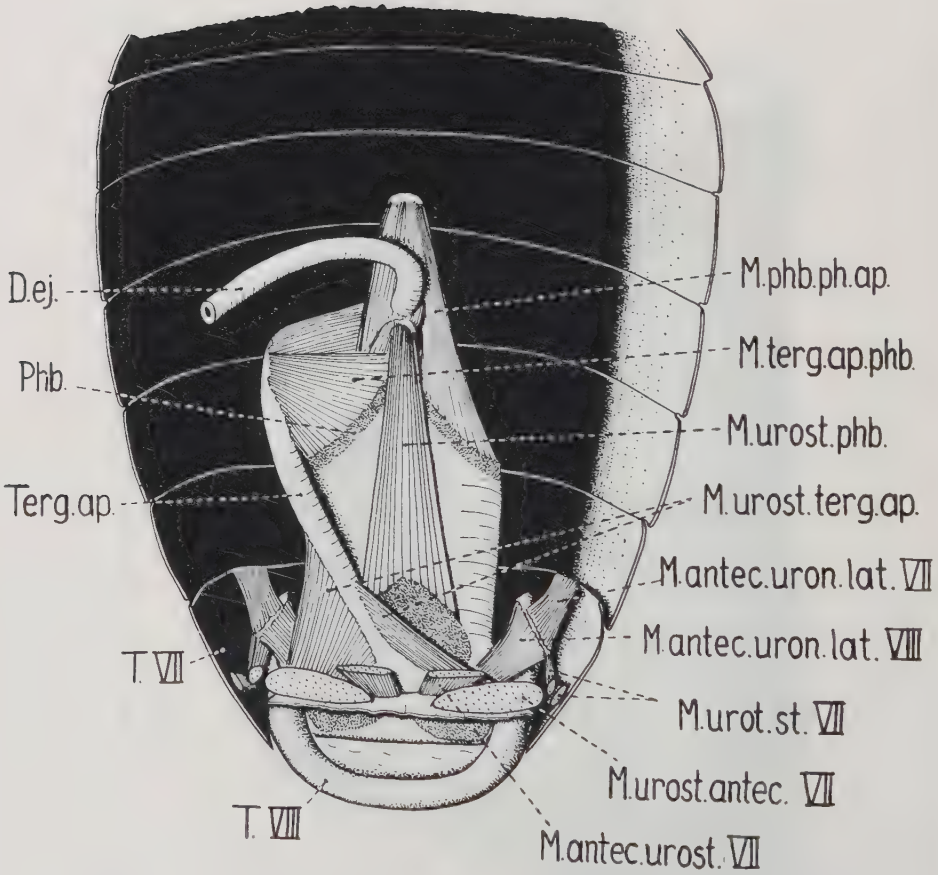

Abb. 97. *Liparus glabrirostris* KÜST. Ventraleinblick in das Abdomen.

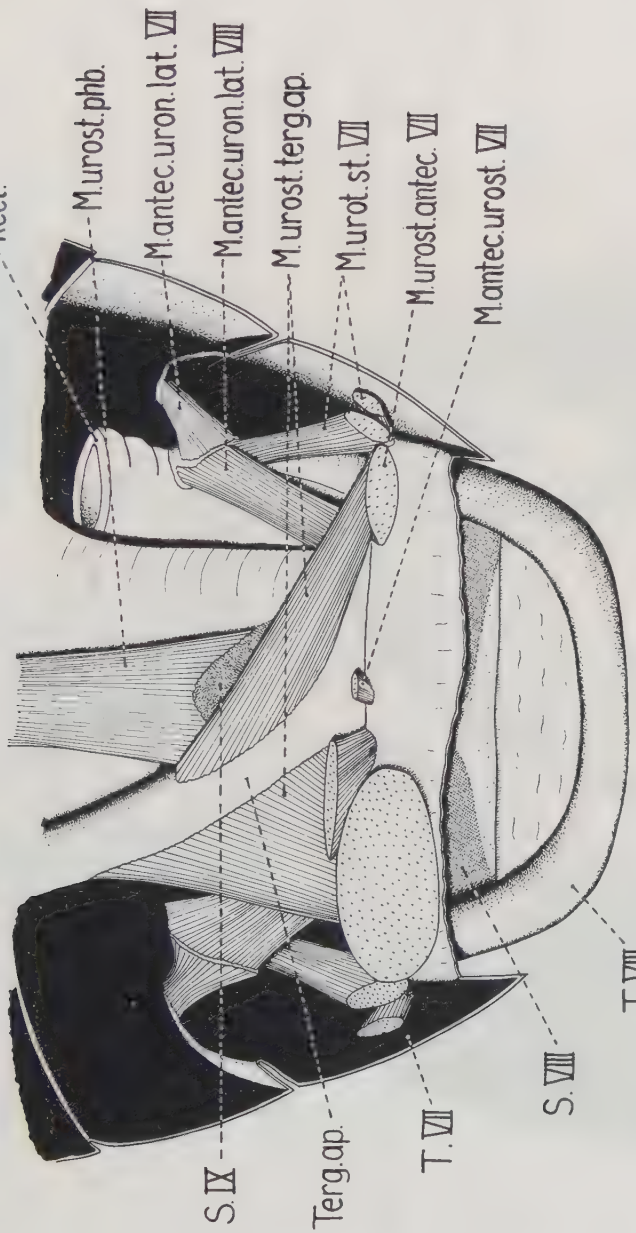

Abb. 98. *Liparus glabrirostris* Küst. Ventraleinblick in das Ende des Abdomens.

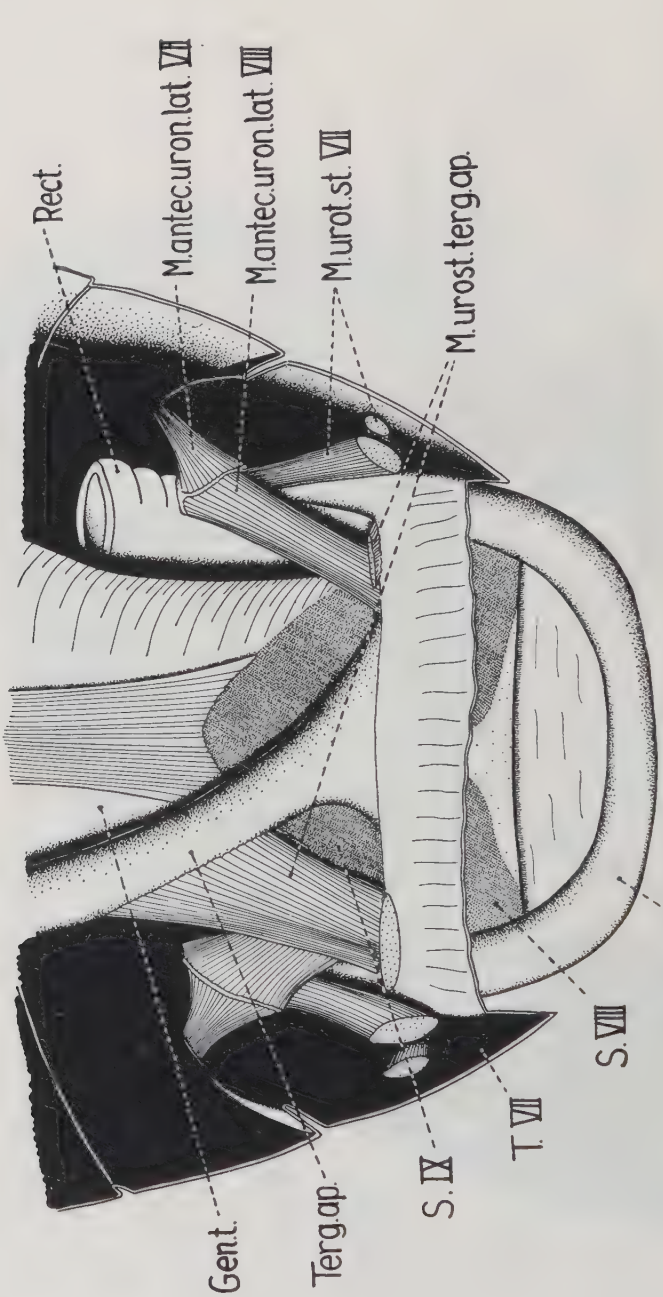

Abb. 99. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 98, nach Abtragung einiger Muskeln.

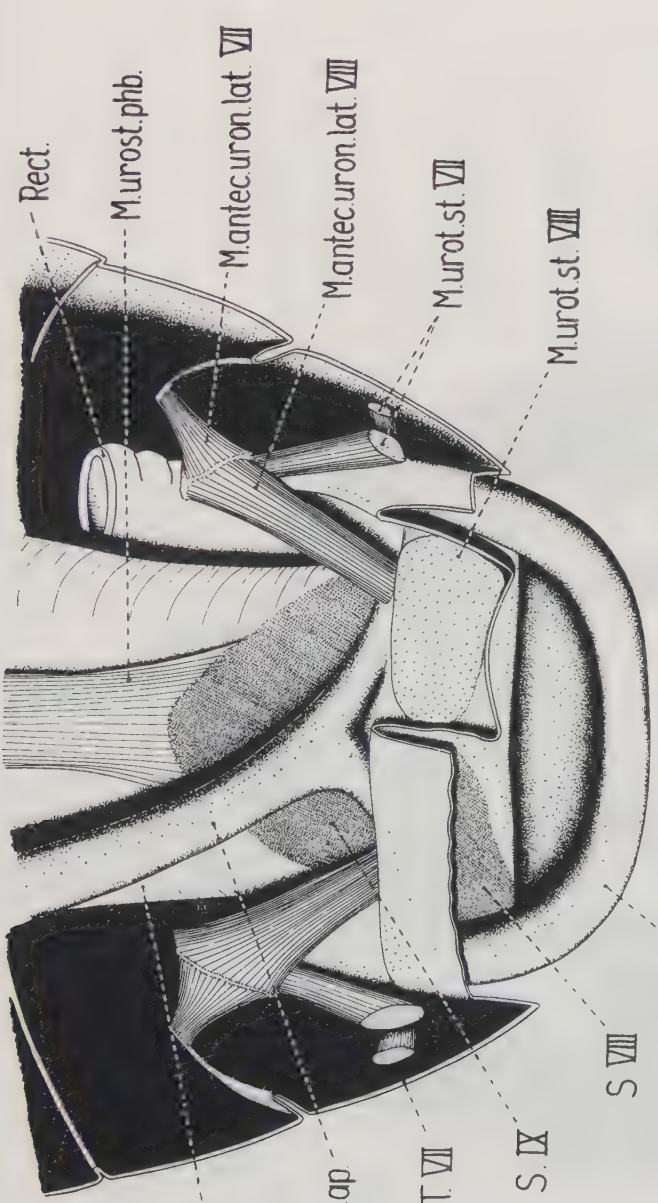

Abb. 100. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 99, jedoch weitere Muskeln sowie die linke Hälfte des Sternum VIII entfernt.

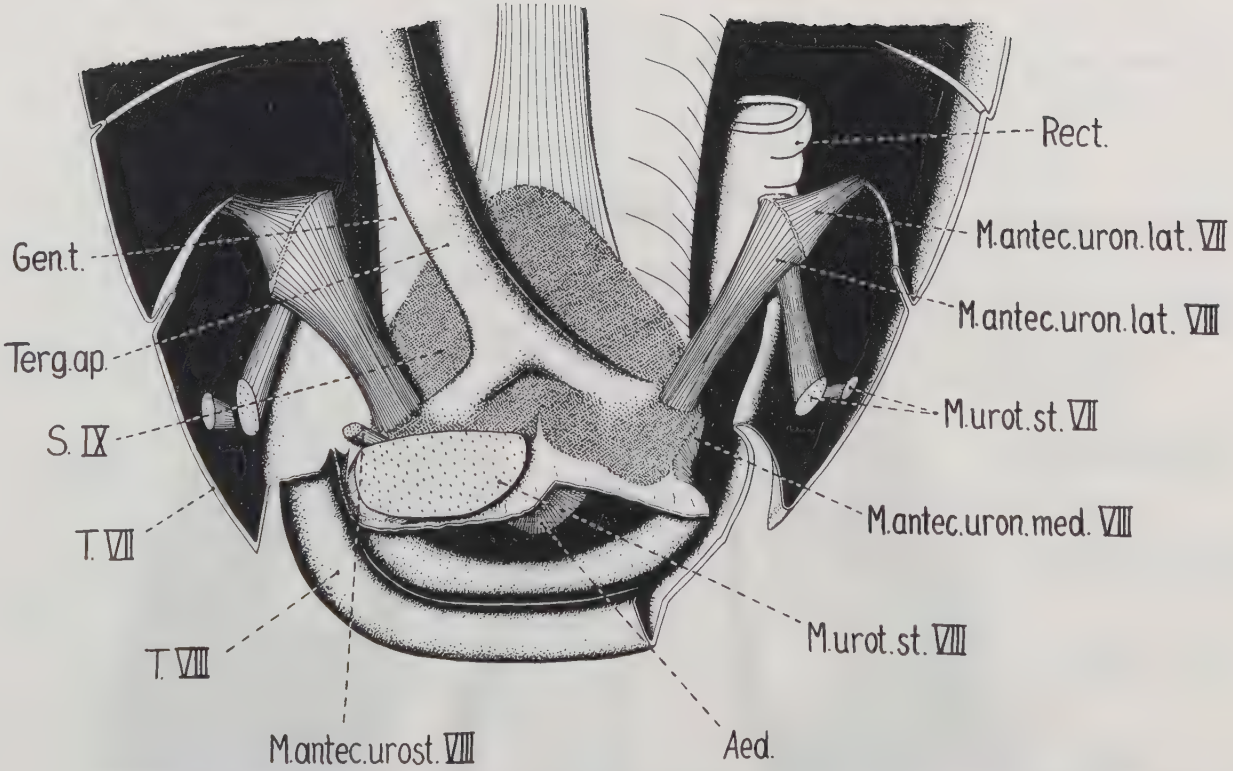

Abb. 101. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 100 nach weiterer Entfernung einiger Muskeln, des ganzen Sternum VIII sowie eines Teiles vom VIII. Tergum.

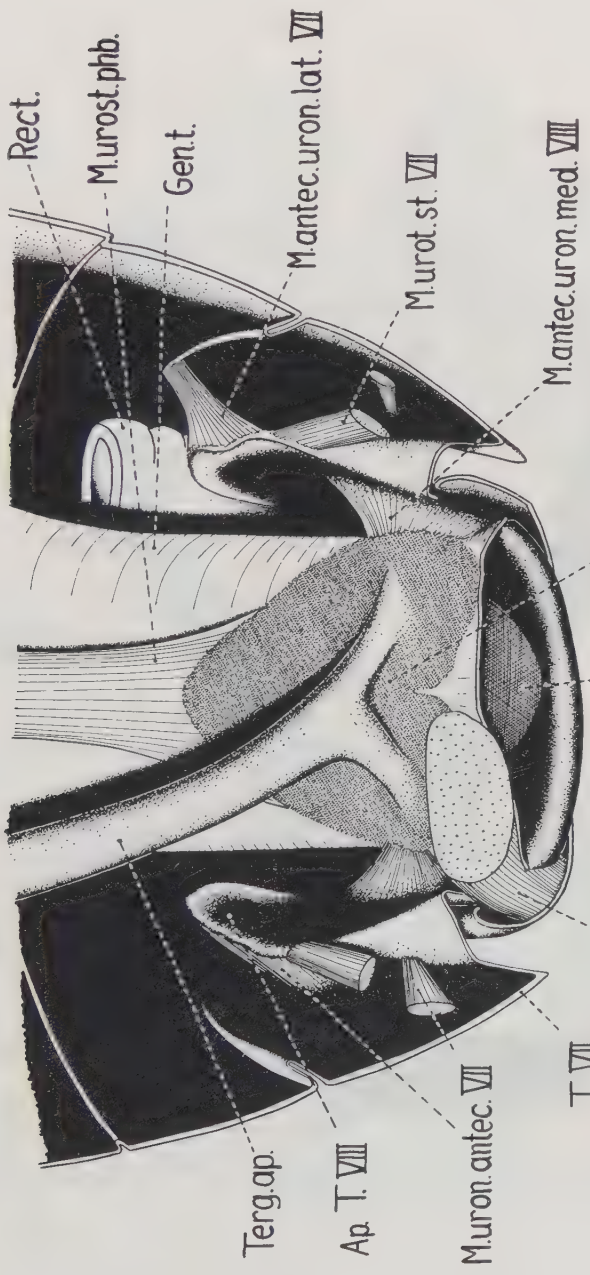

Abb. 102. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 101, jedoch einige weitere Muskeln abgetragen.

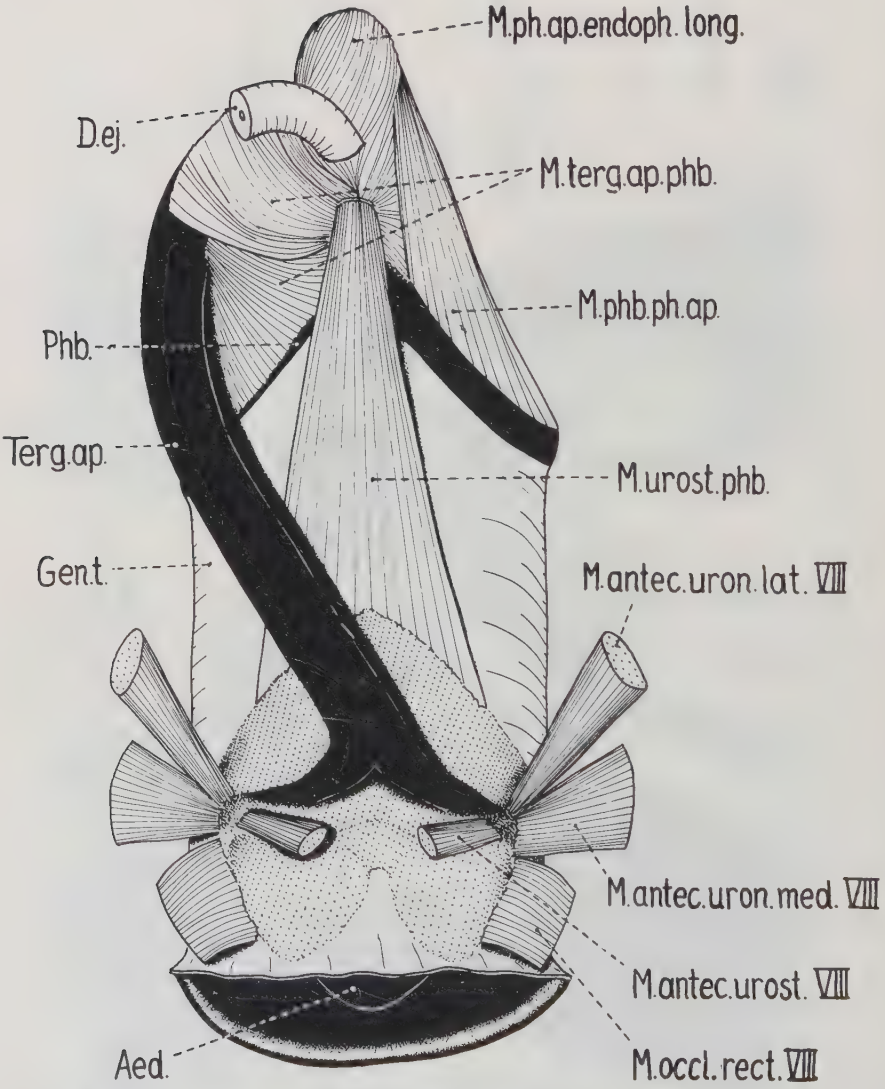

Abb. 103. *Liparus glabrirostris* Küst. Ventralansicht des Kopulationsapparates und des 9. Segmentes.

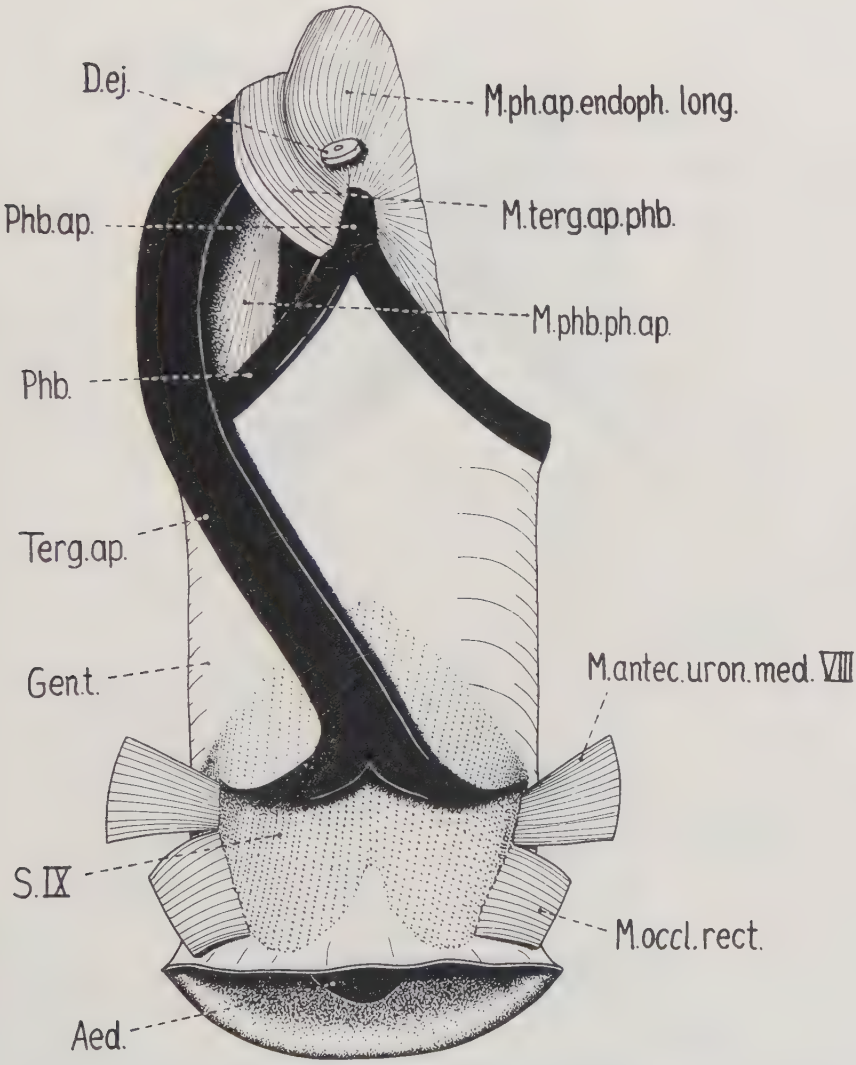

Abb. 104. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 103, aber einige Muskeln abgetragen.

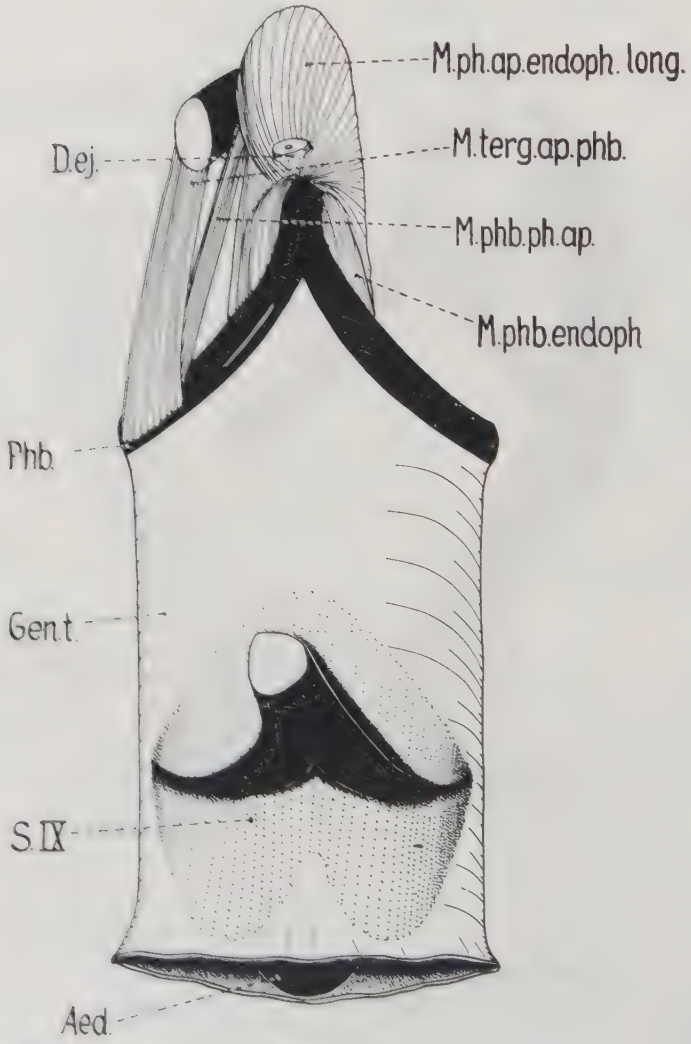

Abb. 105. *Parus glabrirostris* KÜST. Wie Abb. 104, jedoch weitere Muskeln und der größte Teil des Tergalapodems entfernt.

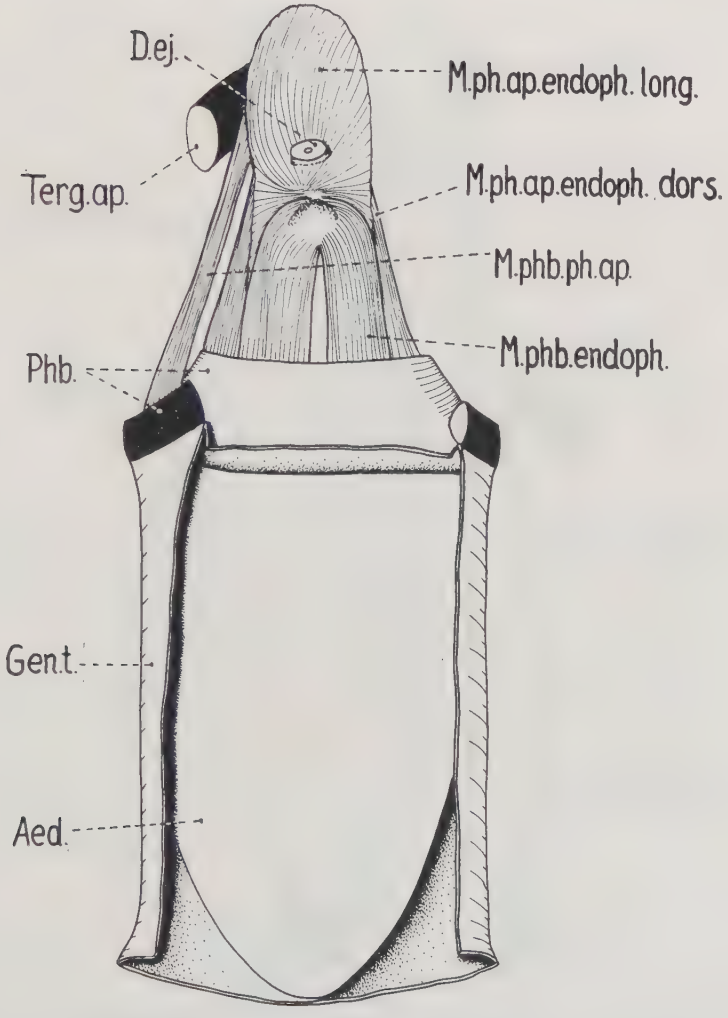

Abb. 106. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 105, aber ventraler Teil der Genitaltasche weggeschnitten.

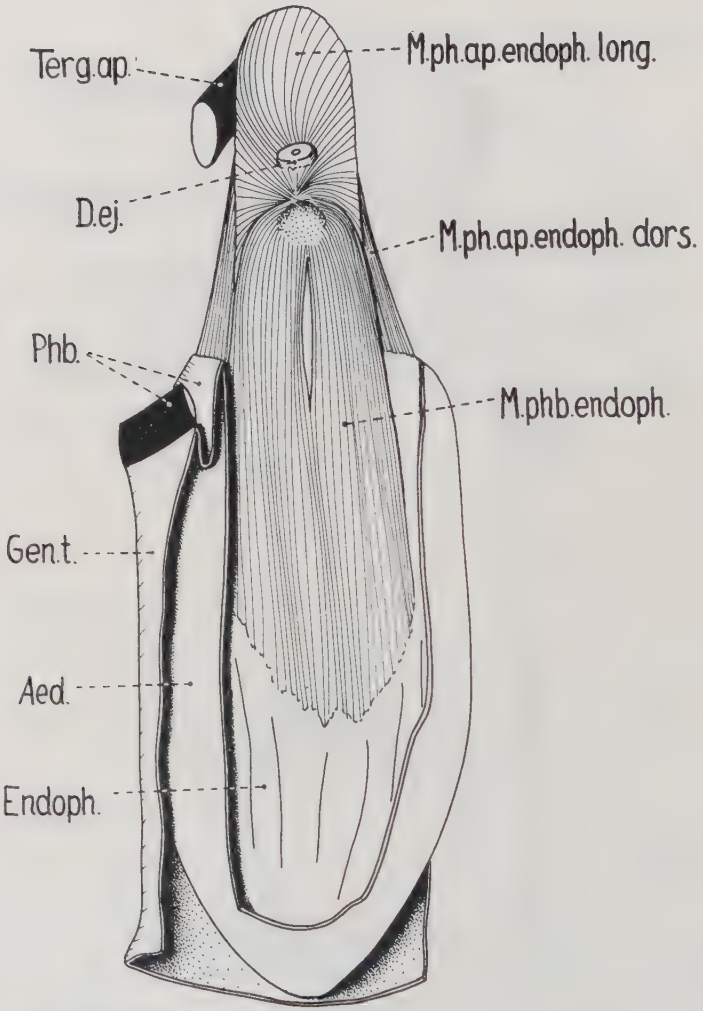

Abb. 107. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 106, jedoch weiterer Teile der Genitaltasche, der Phallobasis und die ventrale Aedoeagalwand abgetragen.

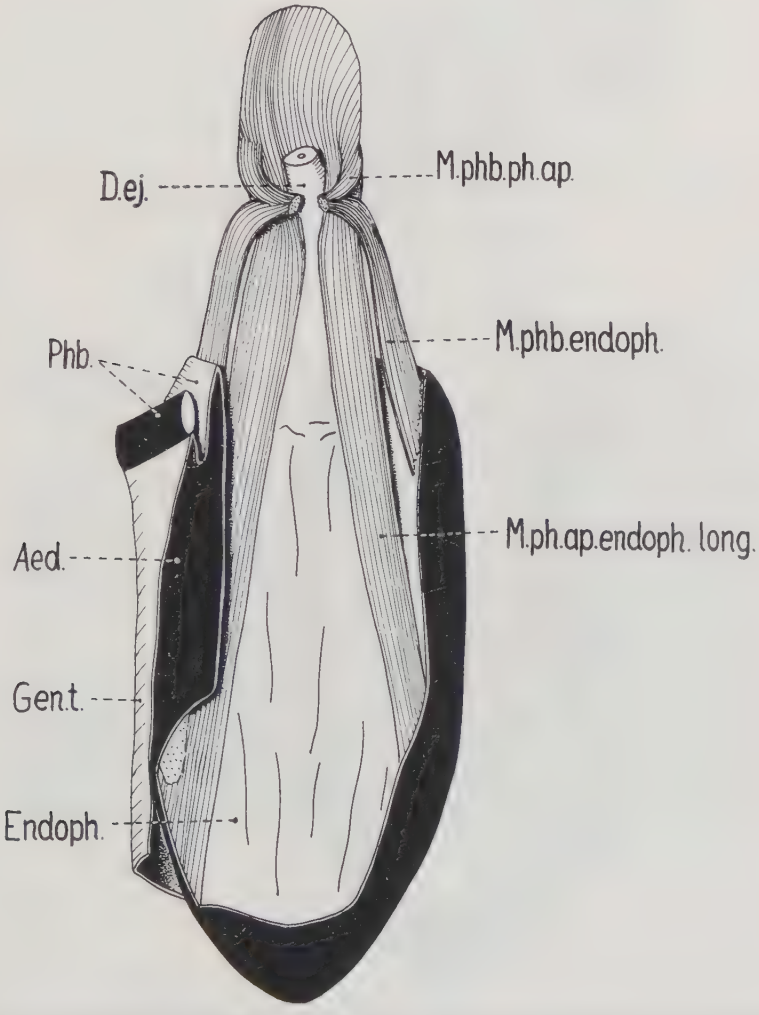

Abb. 108. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 107, jedoch M. phb. ap. endoph. entfernt.

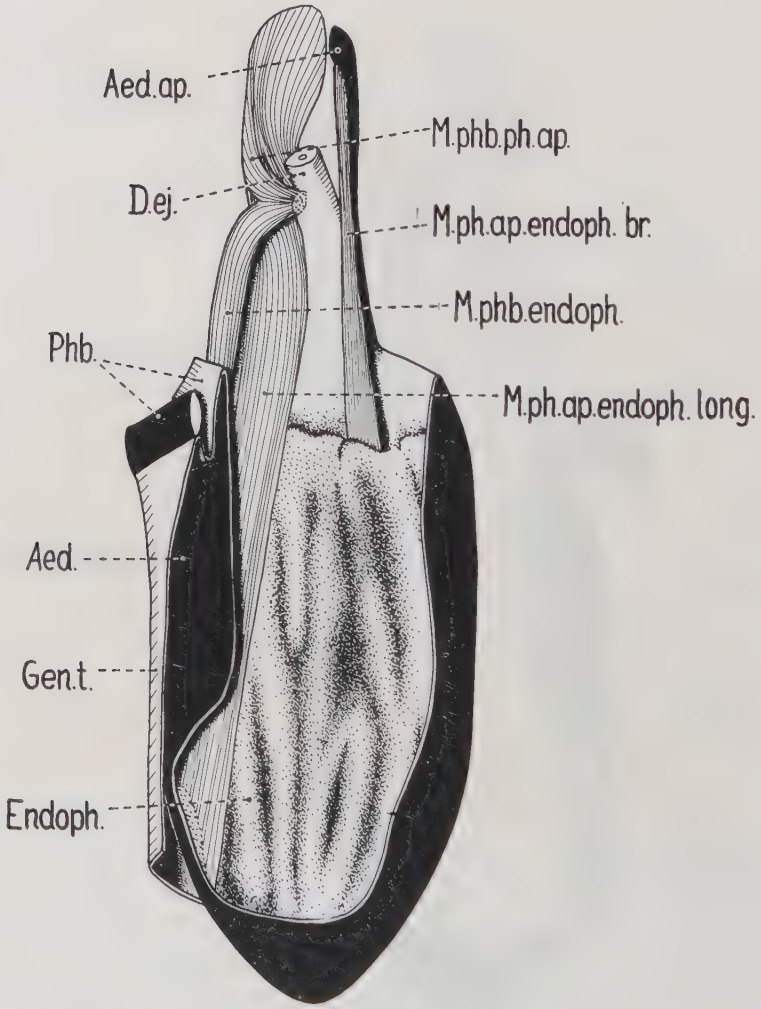

Abb. 109. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 108, nach Entfernung des linken M. ph. ap. endoph. long.

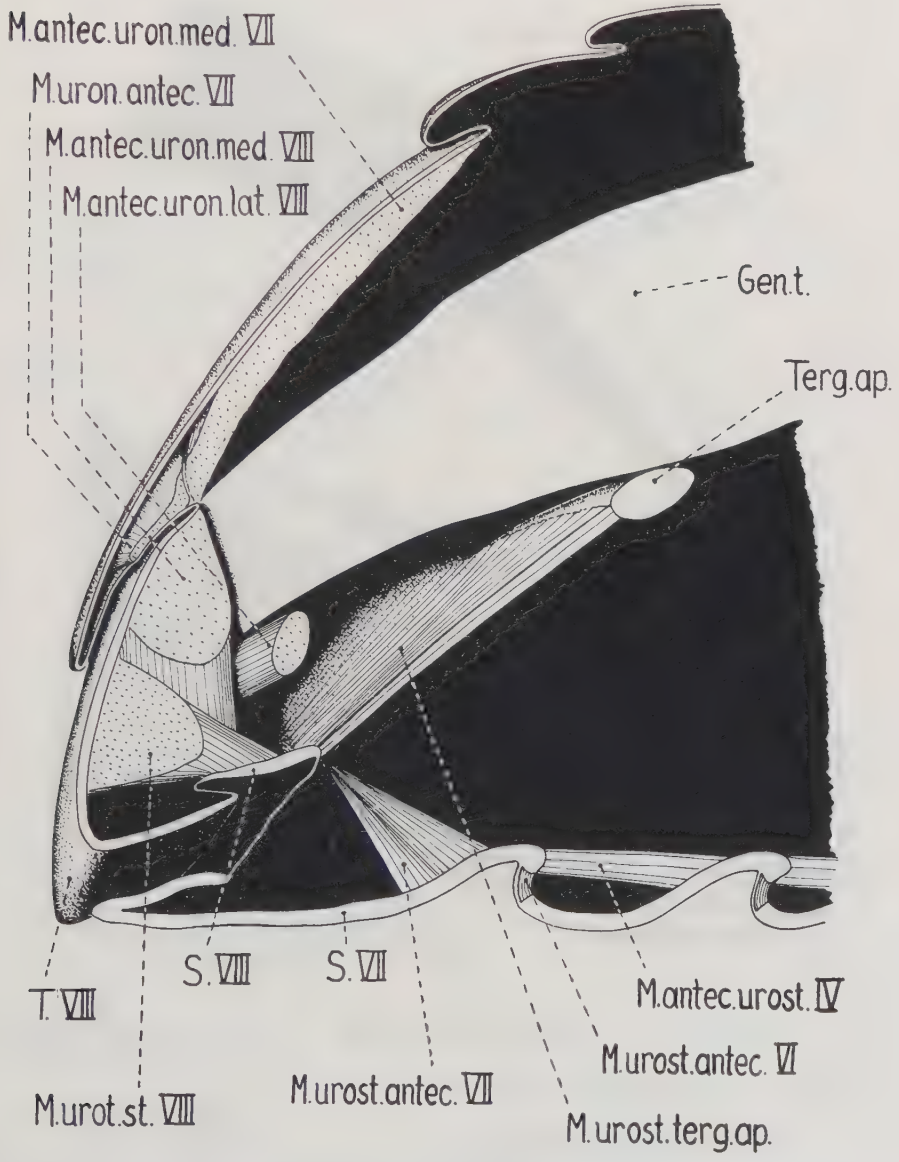

Abb. 110. *Liparus glabrirostris* Küst. Linke Seite der letzten Abdominalsegmente, von rechts gesehen. Durch einen Sagittalschnitt wurde das rechte Drittel des Abdomens abgetrennt.

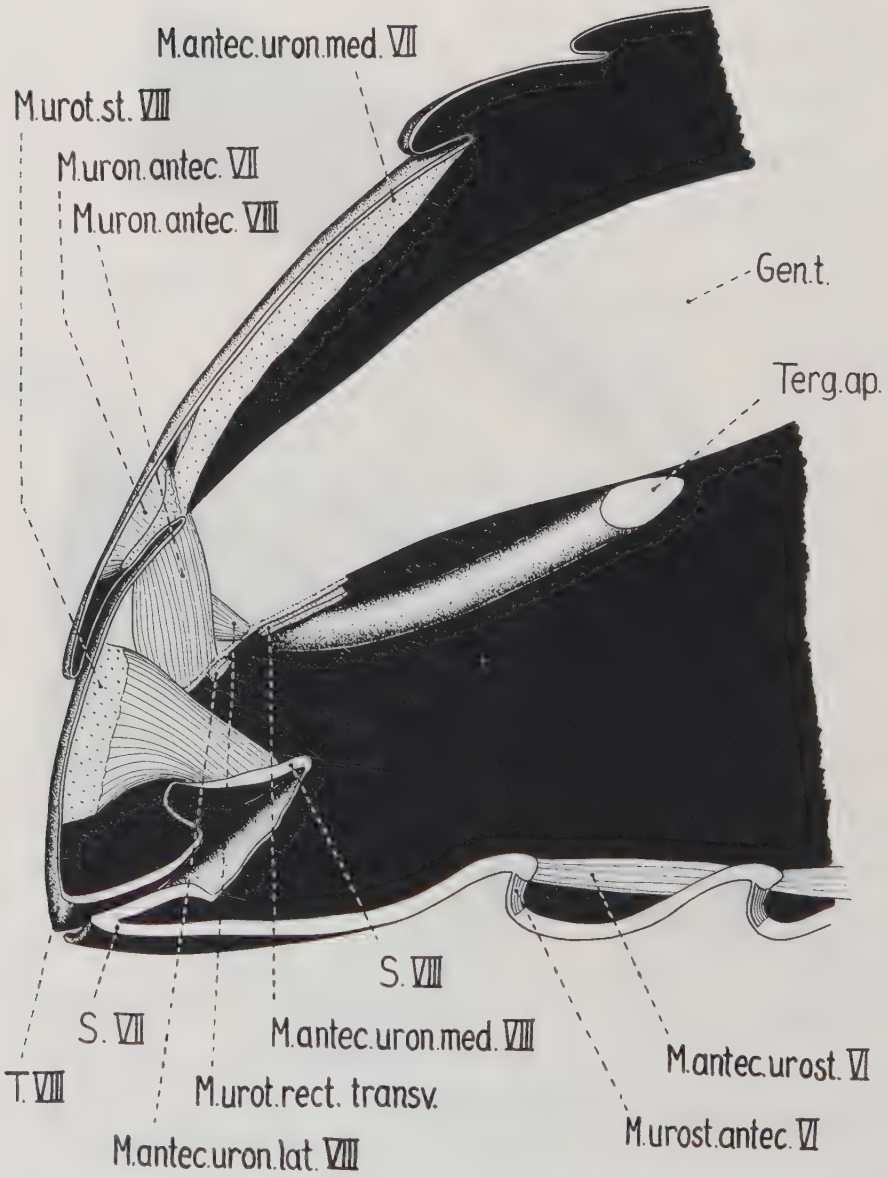

Abb. 111. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 110, Schnitt aber weiter links geführt.

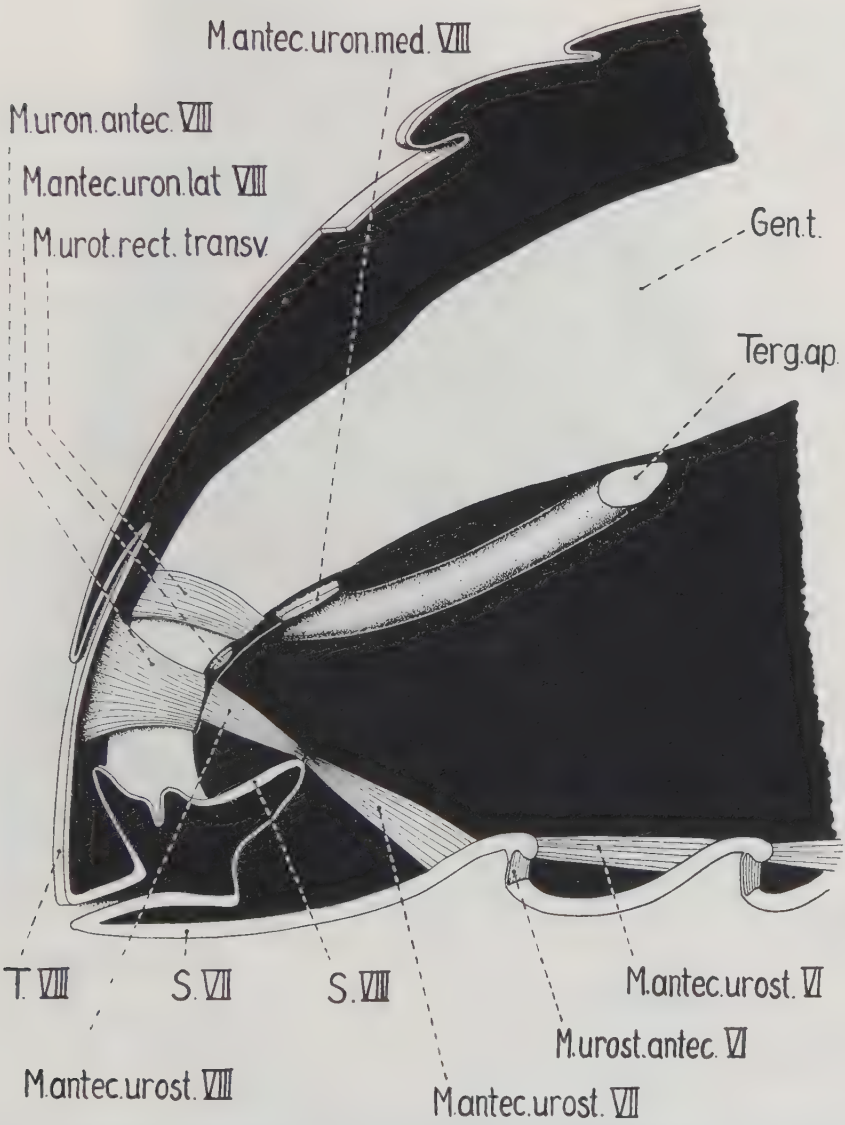

Abb. 112. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 111, Schnitt jedoch noch weiter nach links verlegt.

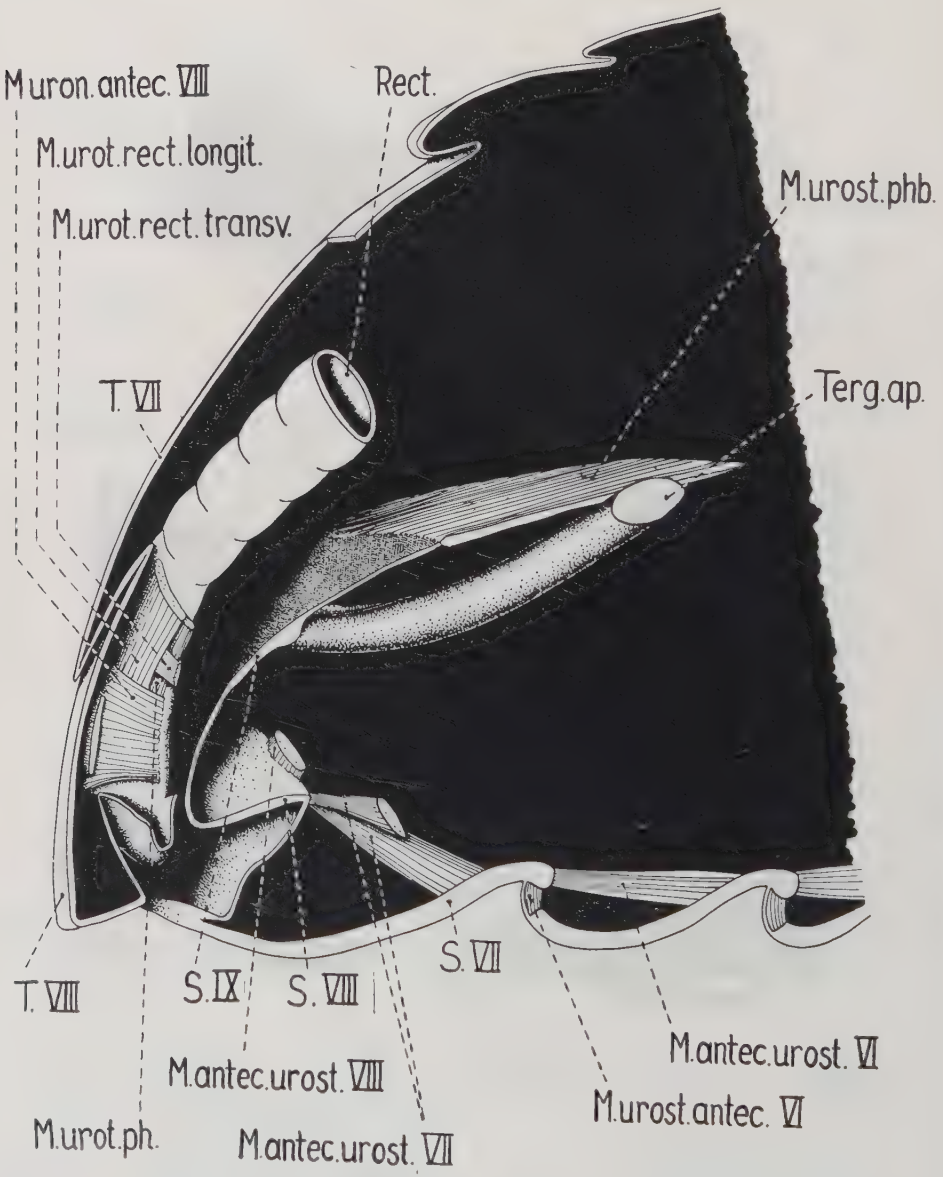

Abb. 113. *Liparus glabrirostris* Küst. Der Sagittalschnitt liegt bereits soweit links, daß die Genitaltasche und Sternum IX zum Teil erfaßt sind. Aedoeagus entfernt.

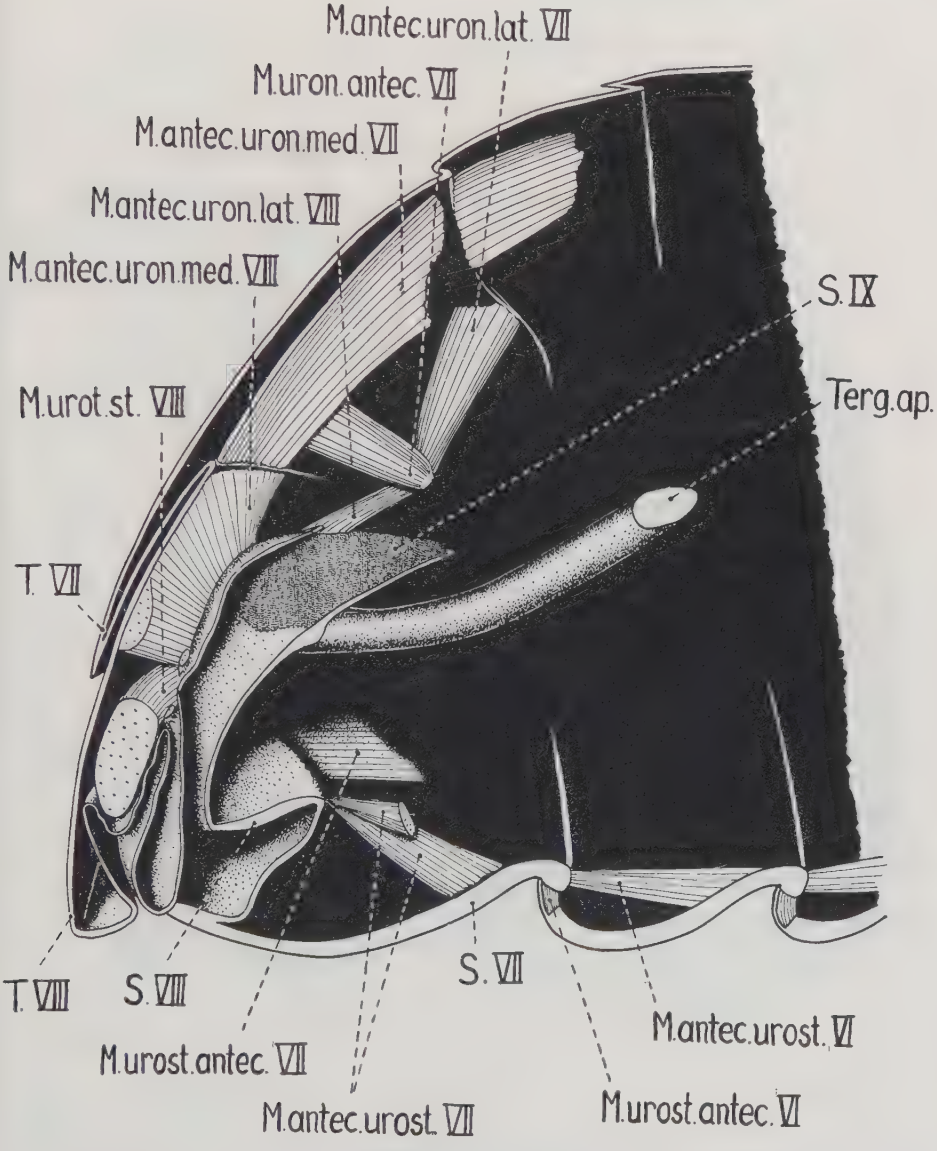

Abb. 114. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 113, aber der Sagittalschnitt liegt bereits in der linken Körperseite.

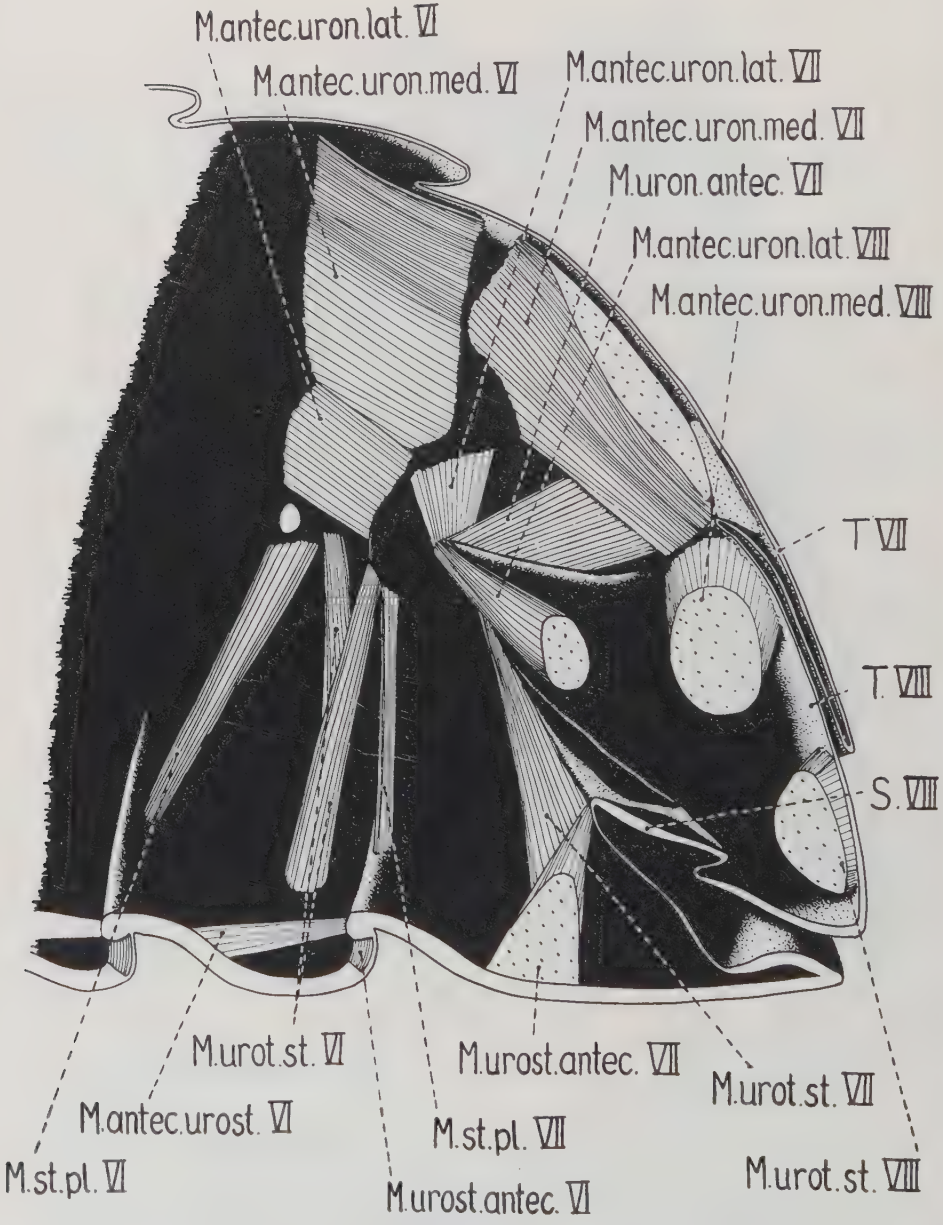

Abb. 115. *Liparus glabrirostris* Küst. Lateraleinblick in das Abdomenende, um die Muskulatur der Segmente 6, 7 und 8 zu zeigen.

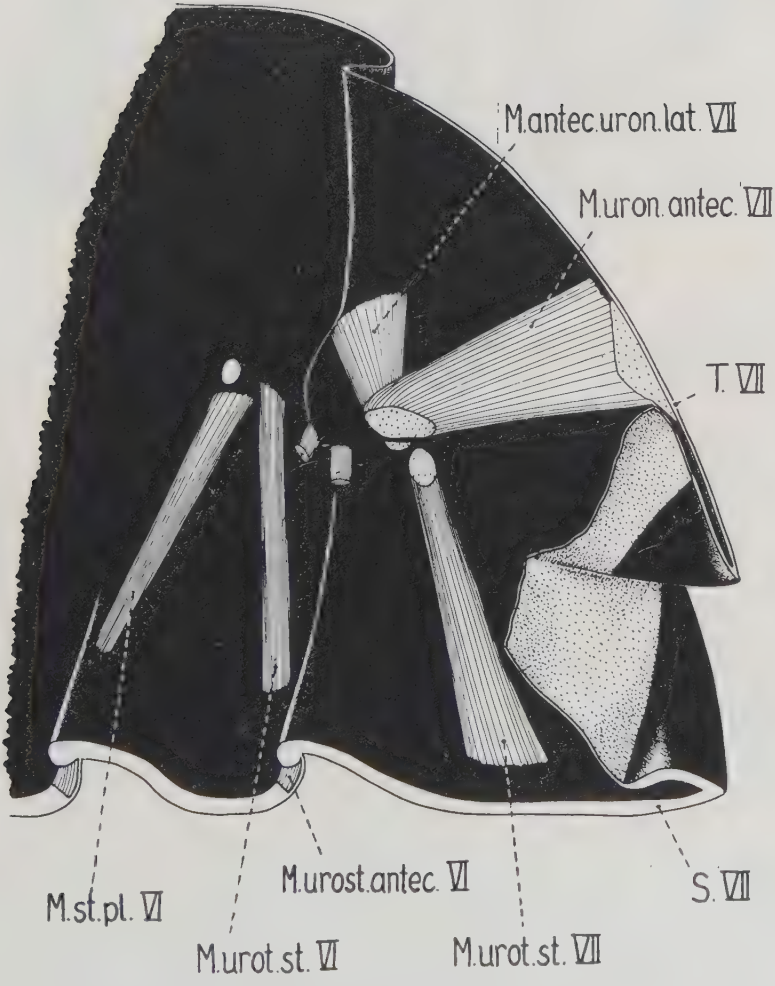

Abb. 116. *Liparus glabrirostris* Küst. Wie Abb. 115, jedoch Segment 8 sowie ein Teil der Muskulatur entfernt.

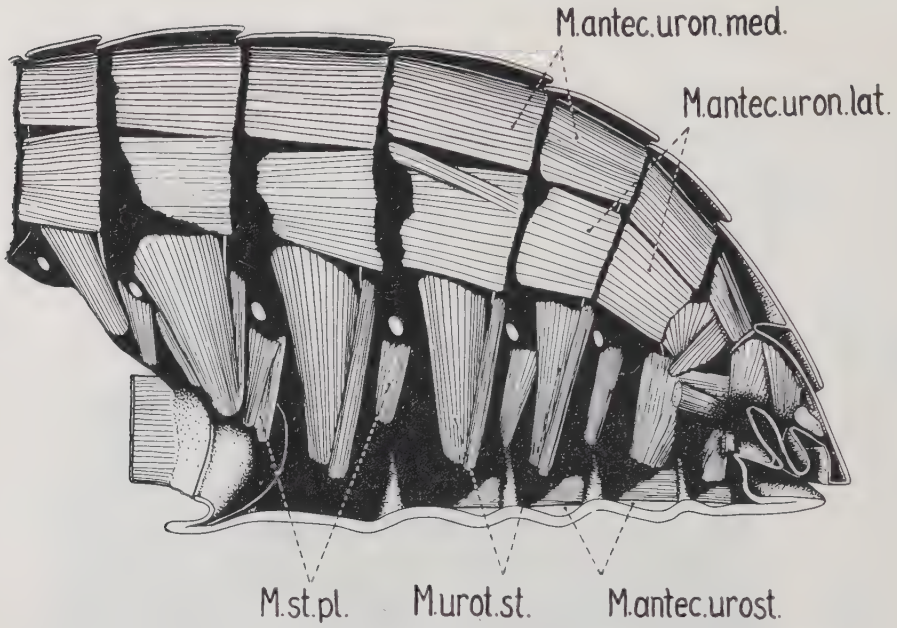

Abb. 117. *Liparus galbrirostris* Küst. Seiteneinblick in das Abdomen mit der Muskulatur der Segmente 1 – 6.

Diskussion der Muskulatur

Für die Anfertigung der vorliegenden Arbeit wählte ich drei Käferarten, die verschiedenen Familiengruppen angehören und im System der Koleopteren an weit voneinander entfernten Stellen stehen. Da bereits einige Arten auch anderer Familien hinsichtlich ihrer Abdominalmuskulatur untersucht wurden, ergibt die Hinzuziehung der dort gewonnenen Ergebnisse ein Bild von der prinzipiellen Anordnung der Muskeln im Abdomen.

Die festgestellte Muskulatur läßt sich in eine Reihe von Gruppen einteilen, die in mehreren Segmenten auftreten und bei allen drei Spezies miteinander vergleichbar sind. Die sehr unterschiedliche Ausbildung der letzten zwei bis drei Abdominalringe und des Kopulationsapparates hat eine verschiedenartige Muskelanordnung zur Folge, wobei es aber trotzdem möglich ist, bestimmte Vergleiche zwischen den einzelnen Arten zu ziehen.

Die dorsale Längsmuskulatur

Die dorsale Längsmuskulatur ist in allen Segmenten vorhanden, wenn auch in verschieden starker Ausbildung. Charakteristisch ist dabei die Aufgliederung in ein mediales (M. antec. uron. med.) und ein laterales (M. antec. uron. lat.) Band (Abb. 16, 117). Die Bandform kann allerdings weitgehend verloren gehen, so daß dann nur noch stark aufgelockerte parallel verlaufende Muskelstränge vorhanden sind. Ein derartiges Bild ist bei *Geotrupes stercorosus* anzutreffen (Abb. 73). Vielfach ist der Ursprung dieser Muskeln von der dem Thorax zugewandten Antecosta caudad abgerückt und befindet sich auf der Fläche des Tergum. Bei *Geotrupes stercorosus* sind die lateralen Bänder auffällig schräg

gestellt (Abb. 81), da die latero-cranialen Winkel der Terga stark rostrad ausgezogen sind.

Die im 1. Segment liegenden dorsalen Bänder können mehr oder weniger stark verändert sein und am Metathorax inserieren. Bei *Harpalus pubescens* ist übrigens der laterale Strang des I. Tergum völlig reduziert (Abb. 16). *Harpalus pubescens* bietet noch eine weitere Besonderheit, die darin besteht, daß als Derivat der lateralen Bänder in den Segmenten 2 bis 6 ein auf den Pleuralhäuten liegender dünner Muskel (Abb. 16) entstanden ist (M. pl. antec.). Er scheint die Aufgabe zu haben, die breiten und sehr weichen Pleuralhäute synchron mit den übrigen Segmentteilen zu verschieben und entsprechend zu falten. Während man die Dorsalmuskulatur in den Segmenten 1 bis 6 leicht findet, ist sie in den Abdominalringen 7, 8 und 9 schwer erkennbar. Ihre Aufgabe für die ersten Segmente besteht in der Kontraktion des Abdomens zur Unterstützung des Blutkreislaufes, der Atmung und eventuell der Kopulation, sie übernehmen jedoch in den hinteren auch andere Funktionen. So entsteht durch Abspaltung in den Segmenten 7, 8 (und eventuell 9) ein neuer, anders gelagerter Muskel (M. uronoto-antecostalis), indem der Ursprung eines Teiles des Längsmuskel caudad wandert, während der Insertionspunkt im wesentlichen unverändert bleibt (Abb. 7, 45, 87–89, 115, 116).

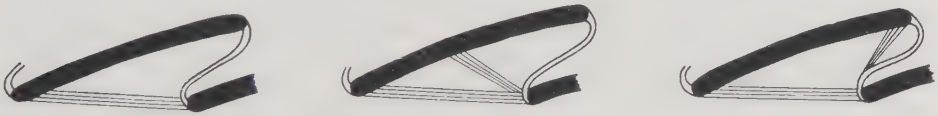

Abb. 118. Entstehung der uronoto-antecostalen Muskeln.

Auf diese Weise bildet der dorsale Längsmuskel durch Teilung seinen eigenen Antagonisten, so daß hier Retractor und Protractor des folgenden Segmentes auftreten. Die Ausbildung uronoto-antecostaler Muskeln steht im engen Zusammenhang mit der größeren Beweglichkeit der letzten Segmente. Die langen Intersegmentalhäute zwischen diesen ermöglichen mit entsprechenden protrahierenden Muskeln eine teleskopartige Beweglichkeit der letzten Ringe. Dies kann bei der Kopulation eine Rolle spielen. Bei *Liparus* und *Harpalus* sind solche Protractoren im 7. und 8. Segment, bei *Geotrupes* dagegen nur im 8. vorhanden. Da bei der letztgenannten Art das VIII. Tergum noch nicht in den 7. Abdominalring zurückgezogen ist, erübrigt sich ein Protractor. Im 9. Segment ist ein derartiger Muskel, jedenfalls in der charakteristischen Form nicht anzutreffen, da ein 10. Hinterleibsring fehlt.

Neben der uronoto-antecostalen Muskulatur gibt es aber in den Segmenten 7, 8 und 9 auch noch den ursprünglichen antecosta-antecostalen Dorsalmuskel und zwar bei *Liparus* im 7. und 8., bei den übrigen Arten im 7., 8, und 9. Bei *Liparus* ist das IX. Tergum weitgehend reduziert und somit dieser Muskel entweder nicht ausgebildet oder nicht mehr zu erkennen. Schon im 7. Segment verläuft der dorsale Längsmuskel ziemlich schräg, ohne aber eine prinzipiell andere Funktion zu übernehmen. Im 8. dagegen kann er bereits weitgehend an den indirekten Kopulationsbewegungen beteiligt sein, da das IX. Tergum einen mehr oder weniger selbständig gewordenen „Aufhänger" für den gesamten Kopulationsapparat bildet. Es entstehen nämlich an den Vorderecken des IX. Tergum apophysenartige Fortsätze, die sich unter dem Kopulationsapparat

miteinander vereinigen können und in den weiteren Entwicklungsstufen ein ringförmiges Tergalapodem bilden. Das Tergum kann weiterhin von der Mitte her aufgelöst werden und schließlich nur noch als seitlich der Genitaltasche gelegenes Rudiment vorhanden sein. Parallel hierzu verläuft die Umwandlung des ringförmigen Tergalapodems zu einem langgestreckten Stab, der als Spiculum gastrale bekannt ist. Nur der gabelige Ursprung des Spiculums bei einigen Formen deutet darauf hin, daß es sich hier um die selbständig gewordenen und umgewandelten Vorderecken des IX. Tergum handelt. Schließlich kann auch der gabelige Ursprung verlorengehen und das Spiculum löst sich überhaupt völlig von der Genitaltasche ab, so daß dann nur noch der sogenannte „Stengel" vorhanden ist.

Recht ursprünglich liegen die Verhältnisse bei *Geotrupes*, bei dem die dorsalen Längsbänder des 8. Segmentes (Abb. 80) gut sichtbar am Vorderrand, also der ehemaligen Antecosta, des IX. Tergum inserieren und dieses retrahieren können. Durch ihren aber bereits leicht vertikalen Verlauf sind sie in der Lage, den hier noch unvollständigen aus den Tergalapodemen entstandenen Ring schon etwas zu heben und damit indirekt die Bewegung des Kopulationsapparates zu beeinflussen. Dieser Zusammenhang wird noch augenscheinlicher durch die dorsale Längenmuskulatur des 8. Segmentes bei *Harpalus*. Hier hat das laterale Band (Abb. 13) bereits keine retrahierende Funktion mehr, sondern ist schon Levator des vollständig geschlossenen Tergoapodemalringes, während das mediale Band (Abb. 13) noch beide Funktionen inne hat und sowohl als Retractor wie auch als Levator dient. Bei *Liparus* wirken das laterale und auch das mediale Band (Abb. 103, 110, 115) nur noch als Heber des zum Spiculum gastrale umgewandelte Tergoapodemalringes, da der Kopulationsapparat mit der Spitze dieses Ringes durch sehr kräftige Muskeln verbunden ist. Hieraus ergibt sich die Bedeutung dieses Stützapparates für die Bewegung des Aedoeagus. Bei einseitiger Kontraktion der Muskeln kann auch eine Rechts-Linksbewegung des Phallus erfolgen. Mit dem Übergang zu stengelförmigen Tergalapodemen tritt noch eine andere Funktion für die Dorsalmuskulatur des 8. Segmentes hinzu. Durch den Zug am basalen Ende des Tergalapodems dorsalwärts wird die Aedoeagusretraktion unterstützt und der meist leicht keilförmige Penis in die Genitaltasche zurückgedrückt. Ebenso kann der völlig protrahierte Aedoeagus festgehalten werden, wenn diese Muskeln in Aktion treten, denn das Zurückdrücken kann ja nur bei schon teilweise retrahiertem Begattungsorgan erfolgen, also nur wenn der Druck auf seinen keilförmigen Endteil wirkt.

Das mediale und laterale Band des Dorsalmuskels am 8. Segment sind an ihrem typischen Ursprung am Vorderrand des VIII. Tergum leicht zu erkennen. Die Insertion an den beiden Gabelästen des Tergalapodemes bei *Liparus* weist dieses als Derivat des IX. Tergum aus. Bei *Harpalus* ist übrigens das VIII. mediale Längsband in zwei Einzelmuskeln aufgelöst (Abb. 13, 14), zwischen denen der Ausführgang der sehr großen Analdrüsen hindurchzieht. Der gleiche Strang ist bei dieser Art aber auch schon im 7. Segment in zwei hintereinander liegende Muskelbänder (Abb. 16) aufgeteilt. Bei den anderen beiden Arten ist eine solche Teilung nicht festzustellen.

Am Vorderrand des IX. Tergum hat bei *Harpalus* und *Geotrupes* ein Paar kleiner Muskeln (Abb. 47) seinen Ursprung. Sie inserieren beiderseits am Darmende, also dort, wo Reste des 10. Tergum auftreten können. Allerdings ist das bei keinem der hier untersuchten Käfer der Fall. Trotzdem scheint es

gerechtfertigt, in diesen Muskeln Rudimente der dorsalen Längsmuskulatur des 9. Segmentes zu sehen. Diese unscheinbaren Muskeln fixieren und bewegen das Darmende, was wahrscheinlich während der Kopulation von Bedeutung ist. Inwieweit andere am Rektum inserierende Muskeln dem 9. oder gar 10. Segment zuzurechnen sind, ließ sich hier nicht klären.

Die dorsale Längsmuskulatur wurde auch von anderen Autoren gefunden. Die Benennung ist aber unterschiedlich. Man verwendete die Bezeichnungen „prétracteurs supérieur" (Strauss-Duerckheim)*, „m. dorsale" (Berlese), „m. dorsalis abdominis" (Bauer, Korschelt), „dorsal longitudinal muscles" (Snodgrass, Saxena, Evans), „dorsal abdominal muscles" (Murray and Tiegs) gewöhnlich nur für die Segmente 2 bis 6. Dabei galt dies sowohl für den medialen als auch den lateralen Teil dieser Muskeln oder man fügte dann noch die Worte „lateral" und „medial" hinzu. Bei Verhoeff wird ein Unterschied gemacht zwischen den „dorsalen Longitudinalmuskeln" und den „Schrägmuskeln", wie er die lateralen Stränge nannte. Die entsprechenden Muskeln des 1. Segmentes erhielten zumeist Sondernamen, weil hier tatsächlich etwas abgeänderte Verhältnisse vorliegen. Doch scheinen all diese Bezeichnungen „m. conjugentes metaphragmoabdominalis" (Strauss-Duerckheim, Bauer, Korschelt), „extrinsic muscles of abdomen" (Saxena, Evans) und ähnliche überflüssig zu sein, da sie nur unnötig verwirren. Abweichend ist auch die von Saxena bei der Untersuchung der Abdominalmuskulatur von *Mylabris* angewandte Bezeichnungsweise. Die „external dorsal muscles" scheinen den M. antec. uron. med. und die „lateral intersegmental muscles" den M. antec. uron. lat. zu entsprechen. Der „paradorsal muscle" muß wohl als Derival des lateralen Längsmuskels aufgefaßt werden.

In den Segmenten 7, 8 und 9 sind die gleichen Stränge wohl in den meisten Fällen nicht erkannt worden und die Namensgebung wird noch weniger einheitlich. Nach Verhoeff sollen die dorsalen Längsstränge im 8. Segment fehlen, während sie auf seinen unzulänglichen Zeichnungen aber doch zu erkennen sind, wenn sie auch keinen longitudinalen Verlauf mehr haben und schon eher als Vertikalmuskeln anzusprechen sind. Der „Attraktionsmuskel" (Verhoeff) von *Triplax* entspricht möglicherweise dem M. antec. uron. IX. Bei *Dytiscus* (Korschelt) dürften die „Retraktoren der Analplatte" und der „kleine Retraktor des oberen Bogens" den M. antec. uron. med. beziehungsweise lat. VIII. entsprechen. Auch bei Muir ist auf der Zeichnung der Kopulationsmuskulatur von *Rhynchophorus ferrugineus* ein Paar als „retractor" und „protractor" bezeichneter Muskel zu erkennen, die offensichtlich mit den dorsalen Längsbändern des 8. Segmentes identisch sind. Bei Murray and Tiegs könnten die „M. rtr. caps." dem M. antec. uron. lat. VIII, der „M. depr. caps." dem M. antec. uron. med. VII und der „M. trans. caps." dem M. antec. uron. VIII entsprechen. Der „Halter des Stengels", den Francke-Grossmann bei *Dentroctonus micans* fand, scheint ebenso ein M. antec. uron. VIII zu sein, wie der mit „Nr. 6" bezeichnete Muskel von *Curculio caryae* bei Bissel. Nach Evans ist übrigens der laterale Längsmuskel im Abdomen von *Atomaria* nur in den Segmenten 5 bis 7 abgesondert und zunehmend schräg gestellt. Der „dorsal sus-

* Die in dem Abschnitt über die Muskelgruppen angeführten Autoren werden ohne Jahreszahl zitiert, um Wiederholungen zu vermeiden. Es handelt sich bei ihnen um die auf Seite 11 genannten Verfasser der bisher über die Mukulatur des Käferabdomens erschienenen Arbeiten.

pensor muscle of spiculum gastrale" und der „posterior suspensor muscle of spiculum gastrale" kann bei dieser Art den M. antec. uron. med. et. lat. darstellen.

Die ventrale Längsmuskulatur

Die ventrale Längsmuskulatur ist bei den vorliegenden Tieren nicht in mediale und laterale Bänder gegliedert. In stärkerem Maße als die dorsale hat sie in den ersten Abdominalringen Veränderungen erfahren, die mit der Anpassung der Segmente 1—3 an den Metathorax in Verbindung stehen. Diesem abweichenden Verlauf der Muskulatur wurde hier nicht das Hauptinteresse gewidmet, da die Abdominalringe 7—9 und der Kopulationsapparat im Mittelpunkt der Untersuchung standen. Am einfachsten ist die Muskelanordnung bei *Geotrupes*, weil hier das Sternum II und sogar deutliche Reste vom Sternum I erhalten blieben. Zwar stellt man bis zum 4. Segment hin eine Reihe von Umbildungen der Bauchwand fest, die aber nur die Lage des ventralen Längsmuskels beeinflußten. Der Musculus antecosta-antecostalis urosterni I setzt am Vorderrand des II. Sternum an und zieht zum Methathorax. Er ist nur sehr schmal und ungeteilt. Im zweiten Segment bereits erfolgt seine Umbildung in ein paar schräggestellte schmale Bänder, während er im II. und IV. sehr breit und in der Mitte unterbrochen ist (Abb. 60). Diese Unterbrechung ist durch das Vorhandensein der beiden höckerförmigen Ausbuchtungen (Abb. 42) der Bauchwand zu erklären. In den Segmenten 5—7 ist der sternale Längsmuskel sehr breit und leicht zu finden, wobei er auch noch im 5. Abdominalring in der Mitte unterbrochen ist. Schwer überschaubar ist der Muskelverlauf wieder in den Segmenten 8 und 9.

Bei *Harpalus* sind die ventralen Längsmuskeln nur in den Segmenten 5 und 6 sehr breit und erstrecken sich jeweils zwischen den Antecostae.

Bei den Carabiden bedingt die Verschmelzung der Sterna I—IV eine anderartige Anordnung der Muskulatur. So überspannt das ventrale Längsband des 4. Segmentes (Abb. 16) die Sterna III und IV. Der craniale Teil des Sternum III ist bereits stark modifiziert und an der Bildung der Gelenkpfannen für die Metacoxen beteiligt. Im 2. Abdominalring liegt lateral ein Längsmuskel, der an der Antecosta des III. Sternum inseriert und an der lateroventralen Wand des Metathorax seinen Ursprung nimmt. Er stellt den M. antecosta-antecostalis urosterni II dar, der wegen der besonders in der Mitte des II. Sternum weit fortgeschrittenen Reduktion zur Seite rückt (Abb. 16). Falls noch Reste des M. antecosta-antecostalis urosterni I vorhanden sein sollten, müssen diese bereits im Bereich der hinteren Wand des Metathorax liegen. Sie wurden in dieser Arbeit nicht gefunden und sind möglicherweise auch zusammen mit dem I. Sternum völlig reduziert. Bei *Harpalus* beginnt der abweichende Verlauf der hinteren M. antecosta-antecostalis urosterni bereits im 7. Segment, weil das Sternum VIII hier, zum Unterschied von *Geotrupes*, schon völlig in das Hinterleibsende eingezogen ist.

Die stärksten Veränderungen hat die ventrale Längsmuskulatur bei *Liparus* erfahren. So fällt zum Beispiel sofort ihre starke Rückbildung (Abb. 117) in allen Segmenten auf. Dies steht in Beziehung zu der äußerst starken Sklerotisierung der gesamten ventralen Abdominalwand. Die Sterna sind daher wenig gegeneinander beweglich. Man findet nur in den Segmenten 4—6 kurze breite Längsmuskeln, die in den ventrad ausgebuchteten Sterna liegen. In den Abdominalringen 2 und 3 fehlt dieser Muskel völlig und der entsprechende des I. Ster-

num ist als breites Band schon stark in den Verband der metathorakalen Stränge einbezogen. Auf die Muskeln des 7. Segmentes wird weiter unten eingegangen. Eine auffällige Besonderheit bietet *Liparus* durch die Lage und Funktion des M. urosterno-antecostalis in den Segmenten 4, 5 und 6. Ventralwärts der Antecosta der Segmente 5, 6 und 7 befindet sich nämlich in der Bauchwand je eine kurze Aussparung, die von diesem auffällig kleinen Muskel ausgefüllt wird (Abb. 115—116). Die sehr dicke Wand der Sterna wird an den genannten Stellen durch eine dünne Chitinspange ersetzt, die eine begrenzte Beweglichkeit der Bauchringe 4—7 gegeneinander ermöglicht (Abb. 115). Da diese Muskeln unmittelbar in der Sternalwand liegen und aus dieser nicht hervorragen, sind sie schwer aufzufinden und wohl auch deshalb bisher noch nicht bemerkt worden. Sie können nur eine antagonistische Funktion zu den antecosta-antecostalen Strängen besitzen, wenn auch ihre Wirksamkeit sehr gering sein mag.

Die Funktion der ventralen Längsmuskulatur ist die gleiche, wie die der dorsalen, wobei auch hier den Bändern der ersten Sterna besondere Funktionen zukommen, die in der Bewegung des gesamten Abdomens gegen den Thorax bestehen.

Während bei *Geotrupes* der ventrale Längsmuskel im 7. Segment seine normale Längslage und eine retraktorische Funktion noch völlig beibehält, besitzt er bei *Harpalus* und *Liparus* schon einen vertikalen Verlauf (Abb. 37, 80, 95) und hat die Aufgabe eines Depressors übernommen. Diese Lage- und Funktionsänderung bei den beiden Arten läßt sich durch die teleskopartige Beweglichkeit des VIII. Sternum erklären. Aus diesem Grund tritt diese Veränderung bei *Geotrupes* ebenfalls auf, aber erst im 8. Segment. Der M. antecosta-antecostalis urosterni VIII besteht hier aus einem Paar dünner, schräg liegender Muskeln, die wegen der starken Verlängerung des IX. Sternum an der Intersegmentalmembran zwischen den Sterna VIII und IX inserieren (Abb. 74). Bei *Harpalus* und *Liparus* ist der ventrale Längsmuskel schwer auffindbar, da ihr IX. Sternum weitgehend reduziert ist. Bei *Liparus* ist es wahrscheinlich jener kleine Muskel (Abb. 112), der vom Vorderrand des VIII. zum herzförmigen Rudiment des IX. Sternum zieht. *Harpalus* besitzt ein fächerförmiges Muskelband, das seinen Ursprung am Vorderrand des Sternum VIII nimmt, lateroventral am ringförmigen Tergalapodem inseriert und mit großer Wahrscheinlichkeit dem M. antecosta-antecostalis urosterni I entspricht. Die Insertionsstelle ist dabei vom schwach sklerotisierten Rudiment des Sternums IX auf den kräftigen Tergoapodemalring hinübergewechselt (Abb. 17, 25), mit dem es fest verwachsen ist. Der mit der Lageänderung verbundene Funktionswechsel ließ aus diesem Muskel bei *Harpalus* und *Geotrupes* einen Depressor des basalen Teiles des tergoapodemalen Ringes entstehen, wodurch eine indirekte Lenkung auch des Kopulationsapparates ermöglicht wurde. Die Situation ist hier also ganz ähnlich wie bei der dorsalen Längsmuskulatur des gleichen Segmentes, lediglich sind beide Antagonisten zueinander. Durch die Umkehrung des Fixpunktes fungiert der ventrale Längsmuskel als Levator des VIII. Sternum. Bei keiner der 3 untersuchten Arten konnten Reste dieses Muskels im 9. Segment gefunden werden. Während der Erörterung der tergoapodemo-phallobasalen Muskulatur wird auf diese Frage näher eingegangen. Interessanterweise können in Analogie zu den Veränderungen an den Terga auch an den letzten Sterna oft urosterno-antecostale Muskeln auftreten. Der mögliche Entstehungsweg wurde bereits dort erörtert. Übrigens ist dies durchaus verständlich, da ja ein Mecha-

nismus zur Protraktion der in das Hinterleibsende eingezogenen Segmente notwendig ist. Bei *Geotrupes* fehlen derartige Muskeln, da das VIII. Sternum noch nicht eingezogen ist und das IX. durch den ventralen, stark cranialwärts geneigten Hauptmuskel protrahiert werden kann (Abb. 61). Möglicherweise kann aber der als M. urotergo-sternalis anterior VIII bezeichnete Strang damit in Beziehung gebracht werden (Abb. 61).

Harpalus hat einen urosterno-antecostalen Muskel sowohl im 7. als auch im 8. Segment (Abb. 10, 17), wenngleich er auch nur durch relativ schmale Bündel dargestellt wird. Bei *Liparus* ist ein solcher Muskel nur im 7. Segment zu finden, der hier allerdings sehr kräftig ist (Abb. 115, 95). Wahrscheinlich macht die sehr weitgehende Reduktion des Sternum IX einen speziellen Protraktor hier schon überflüssig.

In den bisher erschienenen Untersuchungen über die abdominale Muskulatur der Koleopteren erhielten die ventralen Längsmuskeln nachfolgende Benennungen:

„M. ventrale" (Berlese), „prètracteurs inferieurs" (Strauss-Duerckheim), „Longitudinalmuskeln" (Verhoeff, Harnisch), „ventral longitudinal muscles" (Muir, Snodgrass, Evans), „M. ventrales abdominis" (Bauer, Korschelt), „ventral abdominal muscles" (Murray and Tiegs). Allerdings galten diese Bezeichnungen, wie auch bei der dorsalen Längsmuskulatur, nur für die Segmente 3—7. In den ersten Segmenten erhielt der gleiche Muskel oft andere Namen, am häufigsten „abdominal conjugent muscle" (Saxena, Evans u. a.). Bei Berlese heißt er „M. metasternale". Alle diese Beschreibungen sind aber nur mit Vorsicht zu verwenden, denn es dürfte oft nicht leicht sein, den Muskel des bei fast allen Käfern völlig reduzierten I. Sternum einwandfrei festzustellen. Eine Verwechslung mit dem zum 2. Segment gehörenden Strang ist durchaus möglich.

Der bei Korschelt als „M. ventralis abdominis lateralis" geführte Strang des Gelbrands kann dem in der vorliegenden Arbeit bei *Harpalus* gefundenen M. antecosta-antecostalis urosterni II homolog sein. Die „M. ventrales abdominis interni" (Korschelt, Bauer) sind die gewöhnlichen M. antecosta-antecostalis urosterni ebenso wie die „ventral internal muscles" (Saxena), während es unklar ist, ob der bei *Mylabris* beschriebene „ventral external lateral muscle" (Saxena), tatsächlich dem M. antecosta-antecostalis urosterni lateralis entspricht. Der Zeichnung nach zu urteilen, handelt es sich jedoch bei ihm nicht um einen echten externalen Längsmuskel.

Viel schwieriger zu deuten sind die wenigen Beschreibungen der ventralen Längsmuskeln in den Segmenten 7 und 8. Verhoeff stellt diese für das 7. Segment von *Coccinella* fest. Wahrscheinlich hat man auch in den „Suspensoren der Genitalklappe" von *Dytiscus* (Korschelt) die ventrale Längsmuskulatur des Segmentes 7 und in dem „Großen Suspensor der Genitalklappe" den entsprechenden Muskel des Sternum VIII zu sehen. Bei *Melasoma populi* kann der „Ductor penis" (Harnisch) und bei *Atomaria* der „Tensor muscle of spiculum" (Evans) mit dem ventralen Längsmuskel des 8. Segmentes homologisiert werden. Für das 7. Segment wurde dieser Muskel auch in *Calandra* (Murray and Tiegs), *Mylabris* (Saxena), *Strangalia* (Muir) und *Atomaria* (Evans) gefunden. Möglicherweise entspricht der „retractor of apodeme" von *Melanauster* (Pu) dem M. antecosta-antecostalis urosterni VIII. Die zu ihm in mehr oder weniger stark ausgeprägtem Antagonismus stehenden urosterno-antecostalen Muskeln werden ebenfalls in einigen Fällen erwähnt. So kann der „Protractor der Geni-

talplatte" (Korschelt) der gleiche Muskel des 8. Segmentes sein. Interessant ist die Auffindung der „M. ventrales abdominis medii" der Segmente 4—6 (Korschelt), die wahrscheinlich ebenfalls urosterno-antecostale Muskeln sind.

Die externale ventrale Längsmuskulatur

Die externale ventrale Längsmuskulatur stellt eine Gruppe von abdominalen Bändern dar, die man nicht ohne weiteres von der übrigen ventralen Längsmuskulatur ableiten kann, da sie zwischen den dorso-ventralen Strängen und der Körperwand liegen. Sie wird daher gesondert behandelt, weil vieles dafür spricht, daß es sich hier um eine relativ „alte" Muskelgruppe handelt, die nur bei den ursprünglichen Käfergruppen auftritt. Sicherlich haben die hierher gehörenden Stränge im wesentlichen die gleiche Funktion wie auch die übrigen Längsbänder des Abdomens, doch kommt ihnen wohl noch eine andere Aufgabe zu. Bei einseitiger Kontraktion können sie eine leichte Torsion und vor allem eine Seitwärtsbiegung des Abdomens bewirken. Die dorsolateralen Längsbänder können diese Funktion kaum ausüben, weil die Terga von den Sterna ja durch die weichen Pleuralhäute getrennt sind. Es wäre sicherlich sehr aufschlußreich, die brachypteren Käferformen, insbesondere gewisse, sich durch große Beweglichkeit des Abdomens auszeichnende Staphyliniden, auf diese Frage hin zu untersuchen.

Externale ventrale Muskeln weisen nur zwei der hier untersuchten 3 Käferarten auf, nämlich *Geotrupes* und *Harpalus*. Bei *Harpalus* sind es kräftige, recht lange Muskelstränge, (Abb. 16), die nur in den Segmenten 4—6 lateral der dorsoventralen Muskeln liegen. *Geotrupes* dagegen besitzt solche Stränge nur in den Segmenten 3, 4 und 5. Sie sind bei dieser Art auffällig breit und kurz (Abb. 81). Über derartige Muskeln wird auch in der Arbeit von Bauer und bei Korschelt berichtet, wo sogenannte „M. ventrales abdominis externii" in den Segmenten 4, 5 und 6 auftreten. Es liegen demnach ähnliche Verhältnisse vor wie bei *Harpalus*, was angesichts der nahen Verwandtschaft von Carabidae und Dytiscidae verständlich ist.

Die tergo-sternale Muskulatur

Die dorso-ventralen, meist sehr kräftigen Muskeln unterliegen in den einzelnen Segmenten ebenfalls mannigfachen Abänderungen.

Ihre Hauptfunktion besteht in einer dorso-ventralen Kompression des Abdomens, wodurch die Längsmuskeln bei den pumpenden, Kreislauf und Atmung fördernden Bewegungen wirksam unterstützt werden. In gewissem Sinne sind sie sogar Antagonisten der Längsmuskulatur, denn das durch die Longitudinalstränge in Körperlängsachse kontrahierte Abdomen wird bei dorso-ventraler Kompression wieder gestreckt.

Besonders auffällig ist die Tendenz zur Teilung der Muskeln, die dazu führte, daß jeder Einzelstrang eigene Namen erhielt.

Der M. tergo-sternalis wird hier als Ganzes behandelt, und bei Aufspaltungen wird auf diesen Umstand hingewiesen, ohne die Einzelstränge mit besonderen Namen zu belegen.

Bei *Harpalus* besteht dieser Muskel aus einem Paar sich kreuzender kräftiger Stränge, wobei der mediale mit dem dorsalen Ende leicht thorakalwärts, der laterale leicht analwärts geneigt ist (Abb. 16). Sie sind in den Segmenten 1—7 recht gleichförmig, wenn man davon absieht, daß sie gewöhnlich im 1. Abdo-

minalring etwas schwächer entwickelt sind, und im 7. aus einem sich fast unter einem rechten Winkel kreuzenden Paar bestehen. Beides ist verständlich, da das erste Segment oft stark reduziert ist und das 7. sich nach hinten verjüngt.

Bei *Geotrupes* ist der gleiche Muskel (Abb. 81) nur in den ersten beiden Abdominalringen geteilt, ohne daß sich die Stränge kreuzen. Dagegen besteht im Abdomen von *Liparus* jeder dieser Muskeln aus einem starken vorderen und einem schwächeren hinteren Strang, die fast parallel verlaufen (Abb. 95). Der hintere täuscht dabei einen intersegmentalen Verlauf vor, da er auf der Antecosta des jeweils folgenden Tergum ansetzt. Die ursprüngliche Segmentgrenze liegt aber nicht auf der Intersegmentalhaut, sondern auf der Antecosta (nach Weber, 1949).

Im 1. Segment ist bei *Liparus* nur ein einfacher und ungeteilter tergo-sternaler Muskel vorhanden. *Harpalus* und *Geotrupes* besitzen diesen Muskel auch noch im 7. Segment (Abb. 16, 81), wobei seine Funktion wenig verändert ist. Bei *Liparus* ist er schwach entwickelt und liegt versteckt hinter der urosterno-antecostalen Muskulatur (Abb. 115—116). Er entspricht dem hinteren Strang des zweigeteilten Hauptmuskels und inseriert daher auf dem thorakalwärts stark ausgezogenen laterocranialen Winkel des VIII. Tergum. Der vordere Strang dieses Muskels ist völlig reduziert. Bei der Kontraktion des verbliebenen hinteren Stranges wird das Vorderende des VIII. Tergum herabgezogen und somit durch Hebelwirkung das Hinterleibsende geöffnet.

Am auffälligsten ist der Verlauf dieses Muskels im 8. Segment. Bei *Harpalus* zum Beispiel findet man ihn wieder in Form eines breiten und flachen Bandes (Abb. 14, 15), das wegen der Einschachtelung des VIII. Sternites in den 7. Hinterleibsring einen longitudinalen Verlauf angenommen hat und je nach Fixpunkt als Retractor des VIII. Tergum oder als Protractor des VII. Sternum fungiert. Dieser Funktionswechsel wird übrigens auch dadurch ermöglicht, daß eine Unterstützung der Atmung durch diesen Muskel überflüssig ist, denn das 8. Abdominalstigma ist reduziert. Einfachere Verhältnisse trifft man bei *Geotrupes* an. Das VIII. Sternum ist nicht in das Hinterleibsende eingezogen, deshalb ist auch die Lage des urotergo-sternalen Muskels wenig verändert (Abb. 75), doch wird er bereits am Schließen der „Analklappe", wie das Tergum VIII vielfach genannt wird, beteiligt sein. Die Depression dieses Tergum führt zum Verschluß der Hinterleibsöffnung. Hier ist auch das VIII. Stigma noch funktionstüchtig und nur leicht zurückgebildet. Einen Sonderfall bietet *Geotrupes* noch insofern, als ein M. urotergo-sternalis anterior VIII (Abb. 75) vorhanden ist. Dieser Muskel setzt nicht wie gewöhnlich am Vorderrand des VIII. Sternum an, sondern auf der stark ausgedehnten Intersegmentalmembran zwischen den Sterna VIII und IX. Er dient wahrscheinlich als Protraktor und Levator des IX. Sternum und hebt damit gemeinsam mit anderen Muskeln den Kopulationsapparat.

Der urotergo-sternale Muskel des 9. Segmentes ist nur noch in den Abdomina von *Harpalus* und *Geotrupes* nachzuweisen, während er bei *Liparus* nicht mehr auffindbar ist. Bei *Geotrupes* (Abb. 47—50) besteht er aus zwei sich kreuzenden, kurzen und kräftigen Muskelbändern, die beiderseits vorhanden sind, wogegen er bei *Harpalus* nur als schwer auffindbares Rudiment und dazu nur rechtsseitig erhalten (Abb. 13) ist. Dieser Strang dient *Geotrupes* als Levator des hier gut ausgeprägten IX. Sternum und auch als indirekter Heber des Kopulationsapparates, da letzterer auf dem pfannenförmigen IX. Sternum liegt. Bei *Harpalus*

könnte dieser Muskel eine ähnliche Funktion inne haben, aber mit viel geringerer Wirksamkeit, da der Rest des Sternum IX fest mit dem Rudiment des Tergum IX verschmolzen ist.

Andere Autoren gaben dem M. tergo-sternalis die Bezeichnung „Seitenmuskel" (Verhoeff), „M. transversales abdominis" (Bauer, Korschelt, Murray and Tiegs), „M. dorso-ventrale" (Berlese) und „dorso-ventrale Muskeln" (Harnisch). Der M. urotergo-sternalis I wurde auch „dorso-ventral muscle" (Evans) oder „latero-ventral abdominal muscle" (Saxena) und die M. urotergo-sternales II—VII „tergo-sternal muscles" (Snodgrass, Saxena, Evans) genannt. Bauer und Korschelt bezeichneten den gleichen Muskel des 1. Segmentes „M. conjugens coxo-abdominalis". Teilte sich dieser Muskel, dann wurde meist jedes Muskelbündel einzeln benannt, oder mit Zahlen versehen. Verhoeff fand, daß diese Muskeln bei *Coccinella* erst ab Segment 3 geteilt und gekreuzt sind. Bei *Dytiscus* ist der gleiche (Korschelt) im Segment 7 nicht in 2 Stränge gespalten, aber in allen Abdominalringen gekreuzt und paarig. Evans gibt bei *Atomaria* den beiden Einzelsträngen des 7. Segmentes verschiedene Namen, einen Teil nennt er „tergo-sternal m.", den anderen „compressor muscle of segment 7".

Der gleiche Muskel des 8. Segmentes ist selten beschrieben worden. So könnte er mit den beiden „Hebern der Genitalklappe" (Korschelt) und mit dem „m. lev. caps. ant." und „m. lev. caps. post." (Murray and Tiegs) identisch sein. Ohne Nachprüfung am Objekt ist nicht eindeutig festzustellen, ob der „Dilator of membrane" (Pu) bei *Cybister*, der „Heber des Praeputiums" (Korschelt) bei *Dytiscus* und der „Spicularflügelmuskel" (Verhoeff) von *Coccinella* dem M. urosterno-tergalis VIII. oder IX entsprechen, doch lassen es die Beschreibungen vermuten.

Die sterno-pleurale Muskulatur

Die sterno-pleurale Muskulatur verdient eine gesonderte Darstellung. Es liegt nahe, daß sie die tergo-sternale Muskulatur unterstützt und ergänzt. Das ist sicher auch bis zu einem gewissen Grade der Fall. Wahrscheinlich kommt ihr aber noch eine andere Funktion zu, die in enger Beziehung zur Atmung steht. Während die tergo-sternalen Muskeln bei ihrer Kontraktion das Körperinnere komprimieren und dabei die Tracheen zusammendrücken, können letztere infolge ihrer Elastizität nach Erschaffen der Muskeln wieder die alte Form annehmen. Dabei wird die eben ausgepreßte verbrauchte Atemluft durch Frischluft ersetzt. Die sterno-pleuralen Muskeln jedoch erzeugen bei ihrer Kontraktion einen Luftstrom, der von außen in den Alarraum dringt, ohne das Abdomen wesentlich zu komprimieren. Dabei werden die Pleuralhäute von den Flügeln abgezogen, wodurch in dem nun vergrößerten Alarraum ein Sog entsteht und die Ventilation vor den Stigmen verbessert wird.

Die sterno-pleurale Muskulatur ist für die Abdominalsegmente der Käfer anscheinend genauso charakteristisch, wie die tergosternale. Sie ist bei den drei untersuchten Arten zumindest in den Segmenten 2 bis 7 immer vorhanden. *Liparus* fehlt dieser Muskel im 1. Segment, das ja gerade bei dieser Art stark reduziert ist. Im Abdomen von *Geotrupes* ist ein solcher Muskel im 1. Segment ebenfalls nicht aufzufinden, was aber durch die Sklerotisierung und Umwandlung der Pleuralhaut in diesem Abdominalring hinreichend erklärt wird. *Harpalus* besitzt mitunter noch einzelne sehr dünne Faserbündel auch in diesem Seg-

ment (Abb. 16). Bei *Geotrupes* und *Liparus* haben diese Muskeln meist die Form eines einheitlichen vertikal verlaufenden, mäßig dicken oder dünnen Stranges (Abb. 81, 117), der etwas unterhalb der Stigmen an der Pleuralhaut inseriert. In verschieden starke, parallel verlaufende Faserbündel gegliedert und in allen Segmenten zu finden ist dieser Muskel bei *Harpalus* (Abb. 16). Während bei *Geotrupes* ein solcher Muskel auch noch im 8. Bauchring existiert, ist bei *Harpalus* und *Liparus* das 7. Segment das letzte, in dem er noch anzutreffen ist. Dies steht wieder in Verbindung mit der unterschiedlichen Funktionstüchtigkeit der 8. Stigmen des Abdomens bei den einzelnen Arten.

Auch die sterno-pleurale Muskulatur wurde schon in der einschlägigen Literatur beschrieben, doch sehr lückenhaft, oder sie ist mit einzelnen Bündeln der tergo-sternalen Stränge verwechselt worden. So ist es recht unwahrscheinlich, daß sie bei *Dytiscus* (Bauer, Korschelt) und *Calandra* (Murray and Tiegs) fehlen soll, und auch Saxena gibt sie für *Mylabris* nicht an. Im letzten Falle liegt offensichtlich eine Verwechslung vor, denn auf der von diesem Autor gegebenen Abbildung ist der Muskel wenigstens in einigen Segmenten deutlich vorhanden, er wird aber fälschlich als „Dilator of the spiracles" bezeichnet. Die Muskulatur der Spirakeln ist jedoch bekanntlich derartig winzig (Verhoeff), daß sie keinesfalls mit der von Saxena gezeichneten verglichen werden kann. Ein solcher Irrtum ist aber wegen der Insertion der sterno-pleuralen Muskeln in Stigmennähe erklärlich. In jenen Fällen, in denen der M. sterno-pleuralis richtig erkannt wurde, bezeichnete man ihn als „M. laterale" (Berlese), „Pleurenhautmuskel" (Verhoeff) oder nach Snodgrass als „sterno-pleural muscle" (Evans).

Die sterno-tergoapodemale Muskulatur

Die Gruppe der sterno-tergoapodemalen Muskulatur ist nur bei *Harpalus* und *Liparus* durch je einen Muskel vertreten. Im Abdomen von *Liparus* liegt ein asymmetrisches Paar flacher Muskelbänder (Abb. 98), die ihren Ursprung am Vorderrand des VIII. Sternum haben und beiderseits an der basalen Hälfte am Tergalapodems inserieren. Sie können als Protractoren des Tergalapodems oder, je nach Fixpunkt, als Retractoren des Sternum VIII fungieren, ihre Hauptfunktion besteht aber in der Seitwärtsbewegung des Apodems und damit auch des Kopulationsapparates, die durch einseitige Kontraktion erreicht wird. Die Asymmetrie der Stränge ist übrigens bedingt durch die gebogene Form des Tergalapodems.

Einen ähnlichen, wenn auch weit schwächeren Muskel weist *Harpalus* auf (Abb. 25). Sein Ursprung ist der gleiche wie bei *Liparus*, während die Insertion an der Ventralseite des Tergoapodemalringes liegt. Die Funktion entspricht der des gleichen Muskels bei *Liparus*. Eine Homologisierung des genannten Stranges mit denen der vorhergehenden Segmente ist hier nicht möglich. Man kann lediglich vermuten, daß er mit der ventralen Längsmuskulatur des 8. Ringes in Beziehung steht. Vielleicht hat die Reduktion des IX. Sternum zu einem Wechsel der Insertion auf das Tergalapodem geführt. Der gleiche Muskel scheint nach Literaturangaben auch bei *Dytiscus*, übrigens ebenfalls in asymmetrischer Ausbildung, vorhanden zu sein. Man nennt ihn „Protractor des oberen Bogens" (Korschelt). Bei *Melanauster* kann dieser Muskel dem „protractor of apodeme" (Pu) und bei *Atomaria* dem „tensor muscle of spiculum" (Evans) entsprechen.

Die tergo-rektale Muskulatur

Die tergo-rektale Muskulatur ist sehr vielgestaltig. Ihre Funktion besteht in der Fixierung und Bewegung des Darmendes, was besonders während der Kopulation von Wichtigkeit ist. Wahrscheinlich sind die tergo-rektalen Muskeln teilweise von der dorsalen Längsmuskulatur des 8., 9. und möglicherweise 10. Segmentes abzuleiten. Sie sind besonders bei *Harpalus* in größerer Zahl ausgebildet, was damit zu erklären ist, daß der Enddarm hier einen S-förmigen Verlauf besitzt (Abb. 20, 21, 40). Der obere, paarige M. tergo-rectalis superior setzt lateral an der oberen Biegung des Darmes an, der untere, M. tergo-rectalis inferior, an der unteren. Von letzterem Strang ist möglicherweise der unpaare M. phallo-rectalis (Abb. 20) abzuleiten. Bei *Liparus* nimmt am Vorderrand des Tergum VIII ein Paar schwacher Muskeln (M. tergo-rectalis longitudinalis) seinen Ursprung, die parallel verlaufen und beiderseits am Rektalende inserieren. Diese Muskeln (Abb. 87—92) könnte man als einen Teil des M. uronoto-antecostalis medialis VIII betrachten, der vom eigentlichen dorsalen Längsmuskel des Tergum VIII abgespalten wurde und bei dem keine Wanderung des Insertionspunktes in ventraler Richtung eintrat, so daß er nach Auflösung des Tergum IX schließlich am Rektum eine neue Insertion erhielt. Eine Erklärung für die Ableitung des zweiten tergo-rectalen Muskeln, des M. tergo-rectalis transversalis, läßt sich nicht finden.

Bei *Geotrupes* setzt am Vorderrand des IX. Tergum ein Paar feiner Muskeln (Abb. 74) an, die seitlich am Rectum inserieren. In ihnen könnte man ebenfalls Reste der dorsalen Längsmuskulatur des 9. Segmentes vermuten, die nach Reduktion der X. Rückenplatte eine Insertion am Rektum erhielten. Die sehr feinen M. phallo-rectales sind vorläufig nicht zu homologisieren.

Ob zur tergo-rectalen Gruppe auch der hier als M. occlusor rectalis (Abb. 91) bezeichnete Muskel von *Liparus* zu zählen ist, bleibt unklar. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß es sich bei ihm um einen echten Schließmuskel handelt. Möglicherweise läßt er sich von der darüberliegenden uronto-antecostalen Muskulatur des VIII. Tergum ableiten.

In die gleiche Gruppe gehören auch die „Analmuskeln" (Verhoeff) von *Coccinella*, die aber das X. Tergum mit dem Rektum verbinden, die „Spanner der Kloakhaut "(Korschelt) von *Dytiscus*, die dem M. tergo-rectalis longitudinalis von *Liparus* homolog sein können, sowie die „dilator muscles" (Evans) bei *Atomaria*.

Die tergo-phallische Muskulatur

Zur tergo-phallischen Muskulatur gehören eine Reihe von Strängen, die auf der Genitaltaschenhaut inserieren. Bei *Harpalus* sind dies querverlaufende kleine Bündel (M. urotergo-phallicus lateralis) und das stark asymmetrische Paar des M. urotergo-phallicus medialis (Abb. 9). Die Asymmetrie der letzteren steht mit der gedrehten Lage des Aedoeagus im Zusammenhang. Zur Gruppe der tergo-phallischen Muskulatur muß auch der M. paratergo-phallicus (Abb. 74) von *Geotrupes* gezählt werden. Die Herkunft dieser Muskeln ist noch unklar. Vielleicht nur ein Teil des schon oben erörterten M. urotergo-rectalis longitudinalis ist der M. urotergo-phallicus von *Liparus* (Abb. 87—93). Die kleinen tergo-phallischen Muskeln wurden in vielen Untersuchungen übersehen. Der „Genitalhautmuskel" (Verhoeff) kann, nach der Beschreibung zu urteilen,

eher ein tergo-tergoapodemaler Muskel sein, der aber in vorliegender Arbeit bei keiner der drei untersuchten Arten auftritt. Einen nicht näher bezeichneten (Muir) Strang bei *Strangalia*, der auch auf einer Zeichnung angedeutet ist, könnte man zur tergo-phallischen Muskulatur zählen.

Die tergoapodemo-phallobasale Muskulatur

Die Gruppe der tergoapodemo-pallobasalen Stränge erfaßt Muskeln, die für den Ablauf der Kopulation außerordentlich wichtig und offenbar bei allen Käfern vorhanden sind. Sie haben ihren Ursprung gewöhnlich an der cranialen Spitze des Tergalapodems oder weiter caudalwärts und setzen an den verschiedensten Teilen der Phallobasis oder der Phallobasalapophyse an. Vielfach sind sie Retractoren der Phallobasis und damit indirekt auch des Aedoeagus. Bei Coleopteren mit Aedoeagusdrehung können sie auch an der Rotation des Begattungsorganes mitwirken.

Die Herkunft dieser Muskeln ist unklar, doch scheint es sich meist nicht um Neubildungen zu handeln. Möglicherweise sind sie sogar verschiedenen Ursprungs. Derartige Muskeln könnten vom Tergalapodem bei dessen Entstehung „mitgebracht" worden sein und hätten somit Beziehungen zu den Terga, wobei wiederum sowohl dorsale Längsmuskulatur als auch dorso-ventrale Bündel des Segmentes 9 an ihrer Entstehung beteiligt sein könnten. Dabei ist aber zu bedenken, daß die dorsale Längsmuskulatur des Segmentes 9 dann zum Sternum IX oder X in Beziehung treten müßte, weil ja hier der Kopulationsapparat entsteht und die dorso-ventrale Muskulatur des Segmentes IX oft noch aufgefunden werden kann. Auch ihre Bildung aus der ventralen Längsmuskulatur des 9. Segmentes ist zu erwägen. Dafür spricht unter anderem, daß der Phallus entweder am Hinterrand des IX. oder am Vorderrand des X. Sternum entsteht, wobei die Ansatzstellen der ventralen Längsmuskeln des 9. Segmentes zum Kopulationsapparat in Beziehung treten können. In einem solchen Falle müßte sich der Ursprung der tergoapodemo-phallobasalen Stränge aber am Vorderrand des IX. Sternum befinden und nicht an der Spitze des Tergoapodemalringes oder -stieles. Wenn dies nicht zutrifft, so gibt es hierfür eine Erklärung, die am Beispiel von *Geotrupes* erläutert werden soll. So haben sich bei dieser Art die beiden Apodeme noch nicht zu einem geschlossenen Ring vereinigt und ihre Spitzen sind mit dem kopfwärts verlängerten IX. Sternum verschmolzen. Es läßt sich dabei nicht mit Sicherheit entscheiden, ob der Ursprung der hier ansetzenden Muskeln an den Enden der Tergalapodeme oder am Vorderrand des Sternum IX liegt (Abb. 61, 74). Im weiteren Verlauf der Entwicklung nimmt das Tergalapodem eine ringförmige Gestalt an, das IX. Sternum ist als Stütze für den Aedoeagus entbehrlich und wird reduziert. Dabei verwandelt sich die sterno-phallobasale entweder vollständig in eine tergoapodemo-phallobasale Muskulatur, oder die Wandlung erfaßt nur einen Teil jenes Muskels und ein anderer behält seinen Ursprung am immer kleiner werdenden IX. Sternum. Das Ergebnis wäre in letztem Falle dann ein sterno-phallobasaler Muskel neben einem tergoapodemo-phallobasalen, was beispielsweise bei *Liparus* der Fall ist (Abb. 111).

Im Abdomen von *Harpalus* ist der tergoapodemo-phallobasale Muskel sehr kräftig entwickelt und stark fächerförmig aufgegliedert (Abb. 33). Dabei kann zwischen einem großen, kleinen und medialen Bündel unterschieden werden, die ventral an der Phallobasis oder an den Parameren inserieren. In ihnen muß

man die maßgeblichen Retractoren des Aedoeagus sehen, die auch an dessen Rotation beteiligt sind.

Bei *Geotrupes* findet man ein ähnliches Bild, da hier der laterale und der mediale tergoapodemo-phallobasoapodemale Muskel nicht nur die Funktion eines Retractors, sondern auch die eines Laterotractors besitzt. Die Insertion erfolgt hier am Tambour (nach Strauss-Duerckheim), der den äußeren Teil der Phallobasis darstellt. Letztere ist bei den Lamellicornia sehr kompliziert gebaut und besteht aus einem Zylinder (Tambour) und der in ihm liegenden inneren Phallobasis, welche die Parameren trägt. Den Tambour oder Phallobasalzylinder könnte man auch Pseudaedoeagus nennen, da er als funktionelles Begattungsorgan dient. Er stellt, morphologisch gesehen, eine craniale Verlängerung der Phallobasis dar und kann deshalb mit einer Phallobasalapophyse verglichen werden. Daraus resultiert die veränderte Bezeichnung „phallobasoapodemale" anstelle von „phallobasale" Muskulatur.

Zu dieser Gruppe gehört auch der M. tergoapodemo-phallobasicus von *Liparus*. Wie bereits bei der Diskussion über die Entstehung dieser Muskulatur erwähnt, kann auch der M. urosterno-phallobasicus (Abb. 103) von *Liparus* hierher gestellt werden, der allerdings am Vorderrand des rudimentären IX. Sternum entspringt. Am Tergoapodemalring von *Harpalus* nehmen noch zwei andere Muskeln ihren Ursprung, die an verschiedenen Stellen der Genitaltaschenwand inserieren (Abb. 30). Diese relativ kleinen M. tergoapodemo-phallicus dexter et sinister könnten von der tergoapodemo-phallobasalen Muskulatur abgeleitet werden.

Die meist sehr auffälligen tergoapodemo-phallobasalen Muskeln sind schon aus der Literatur bekannt. Bei *Triplax* (Verhoeff) entsprechen sie den 3 Paaren von „Armmuskeln" und bei *Coccinella* (Verhoeff) den „Spicularmuskeln", wobei der „vordere" ein tergoapodemo-phallobasoapodemaler, der „innere" ein tergoapodemo-phallobasaler und der „hintere" ein tergoapodemo-phallischer Strang ist. Auch bei *Rhynchophorus* (Muir) wurde ein Muskel zwischen dem Tergum IX und dem Phallobasalapodem gefunden. Bei *Strangalia* (Muir) entspricht der „protractor of the tegmen" einem M. tergoapodemo-phallobasoapodemalis sowie der „retractor of the tegmen" einem M. tergoapodemo-phallobasicus. In der Arbeit über *Melasoma* (Harnisch) wird von einem mächtigen Ringmuskel um die Aedoeagalbasis berichtet, der ebenfalls tergoapodemophallobasale Muskeln enthalten könnte, was aber dem Autor sicherlich entgangen ist. Der bei *Tenebrio* (Kerschner) unter „Nr. 4" genannte Muskel gehört wahrscheinlich ebenfalls dieser Gruppe an. Auch vom Abdomen von *Curculio* (Bissel) wurden Stränge beschrieben, die das Tergalapodem mit der Phallobasis und mit dem Phallobasalapodem verbinden. *Calandra* (Krautwig) soll einen Muskel besitzen, der vom IX. Tergum zum Aedoeagus zieht, den „Heber der Gabel". In neuerer Zeit ist ein tergoapodemo-phallobasaler Muskel bei *Longitarsus* und *Phyllotreta* (Juga und Konnerth) bekannt geworden. Neben dem ausgezeichneten Morphologen Verhoeff gaben Korschelt, Pu und Evans die besten Beschreibungen dieses Muskels. Pu fand ihn in allen 7 von ihm untersuchten Arten, wenn auch die Bezeichnungsweise nicht in allen Fällen einheitlich ist. Von *Calosoma* beschrieb er neben dem eigentlichen M. tergoapodemophallobasicus, hier „protractor of the tegmen" genannt, auch noch einen „dilator of membrane", der genauso wie der von *Cybister* in diese Gruppe gehört und mit einem M. tergoapodemo-phallicus verglichen werden kann. Die „re-

tractors of tegmen" bei *Cybister*, *Epicauta*, und *Melanauster* sind sicher M. tergoapodemo-phallobasicus. Der „protractor of tegmen" von *Melanauster* und *Oides* könnte ebenfalls ein Teil der tergoapodemo-phallobasalen Muskulatur sein. Die „retractors of membranous tube" von *Hydrous* und *Oides* sind wahrscheinlich tergoapodemo-phallische Stränge. Während die Zuordnung des „retractor of Y-shaped sclerite" und des „protractor of tegmen" von *Cybister* zu dieser Muskelgruppe nicht sicher ist, stellt der „laterotractor of tegmen" von *Anomala* zweifellos einen M. tergoapodemo-phallobasoapodemalis dar, wie man ihn in der vorliegenden Arbeit auch bei *Geotrupes* antrifft. Inwieweit der „protractor of genital tube" dem urosterno-phallobasalen Muskel von *Liparus* entspricht, läßt sich ohne Nachprüfung am Objekt nicht mit Sicherheit sagen. Der „retractor of tegmen" bei *Oides* scheint dagegen kein tergoapodemo-phallobasaler Strang zu sein, wie man das nach der Bezeichnung zunächst vermuten könnte. Die von Pu gegebene Abbildung spricht dafür, daß er eher zu den dorsalen Längsbändern des 8. Segmentes gehört.

In der *Dytiscus*-Monographie von Korschelt wird eine Anzahl von Muskeln beschrieben, die in diese Gruppe einzureihen sind. Während der „Protractor des Penis" und der „lange Protractor des Penis" sicher ein zusammengehöriges Paar von tergoapodemo-phallobasalen Muskeln sind, könnte der „kurze Protraktor des Praeputiums" ein tergoapodemo-phallischer Strang sein. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß der Terminus „Praeputium" bei Korschelt irrtümlich auf die Genitaltaschenwand angewendet wird. Damit sind auch die „dorsalen Suspensoren des Praeputiums" ohne Zweifel tergo-phallische Muskeln. Unklar bleibt noch die Bedeutung des „langen Protractors des Praeputiums". Der Beschreibung nach zu urteilen, müßte er ein M. urosterno-phallobasicus sein.

Evans nennt den M. tergoapodemo-phallobasicus von *Atomaria* „retractor muscle of tegmen", wobei er Muir in der Bezeichnungsweise folgte, dem M. tergoapodema-phallobasoapodemalis gibt er den Namen „depressor muscle of tegmen". Auffallend ist die Bezeichnung des M. tergoapodemo-phallobasicus als Retractor, Protractor, Laterotractor und Depressor des Aedoeagus oder der Phallobasis. Diese weist sehr eindringlich darauf hin, daß eine einheitliche Beschreibung der Muskulatur ein wichtiges Anliegen ist. Daß dieser Muskel so verschiedenartige Funktionen besitzen kann, erklärt sich aus der unterschiedlichen Länge des Kopulationsapparates und des Tergalapodems und aus der Lage seiner Insertion auf diesen beiden Teilen. Bei kurzem Aedoeagus und langem Tergalapodem wird er als Retractor, im umgekehrten Falle als Protractor fungieren. Alle Zwischenstufen sind dabei möglich, so daß durchaus der Fall eintreten kann, daß dieser Muskel in Abhängigkeit von der jeweiligen Lage des Aedoeagus sogar bei ein und demselben Tier als Protractor und Retractor dient. Ein solcher Fall wurde erstmalig von Harnisch für den „Ductor penis" geschildert. Zusätzlich kann dieser Muskel auch noch Rotator, Depressor und Laterotractor sein, womit er sehr vielseitige Aufgaben erhält.

Die tergo-phallobasale Muskulatur

Die tergo-phallobasale Muskulatur besteht aus Strängen, die am Tergum IX ihren Ursprung nehmen und an der Phallobasis inserieren. Sie werden gesondert besprochen, weil es sich bei ihnen immer um Aedoeagusprotractoren handelt, die wahrscheinlich eine ganz andere Derivation besitzen, als die tergoapodemo-phallobasalen Muskeln. Man könnte sie von tergo-sternalen oder dorsalen

Längsmuskeln des 9. Segmentes ableiten. Beide Annahmen sind jedoch schwer zu begründen, lediglich ihr Ursprung am IX. Tergum könnte dafür sprechen.

Derartige Muskeln wurden nur bei *Harpalus* gefunden, und zwar in Gestalt der M. urotergo-phallobasicus superior und inferior (Abb. 20, 30, 43). Beide haben ihren Ursprung auf der rechten Hälfte des Tergum IX, wobei der eine über die Genitaltasche hinweg zur rechten Paramere, der andere unter der Genitaltasche hindurch zur linken zieht. Diese beiden Einzelmuskeln gehören wohl nicht zu einem Paar, wenn sie auch zueinander als Antagonisten und auch Synergisten in Beziehung treten.

Bei gleichzeitiger Kontraktion protrahieren sie nämlich den Aedoeagus. Dies wird auch ihre wichtigste Funktion sein. Bei Kontraktion nur des oberen Muskels wird der Aedoeagus nach rechts gewendet, während der untere ihn nach links dreht. Sehr eigenartig erscheint zunächst der Verlauf des oberen der beiden Stränge. Seine diagonale Lage mit Ursprung in der rechten und Insertion in der linken Körperhälfte ist für einen unpaarigen Muskel durchaus ungewöhnlich. Gehört er der rechten Körperhälfte an, wäre man gezwungen, eine recht unwahrscheinlich anmutende Verlagerung der Insertion anzunehmen, nämlich auf einem fast 270 Grad großen Kreisbogen um die gesamte Basis des Aedoeagus. Zählt man ihn aber zur linken Körperhälfte, dann müßte der Urspung dieses Muskels auf dem Tergum IX von links nach rechts gewandert sein. Dies ist aber wegen des Darnverlaufes unmöglich. Die einzige Erklärung, die nicht von einer Verlagerung des Ursprungs und der Insertion ausgeht, führt aber zu der unerwarteten Feststellung, daß die meist als Unterseite des Aedoeagus bezeichnete, konkave Seite tatsächlich seine morphologische Oberseite ist. Der Drehungswinkel des Aedoeagus bei der Kopulation würde dann 180 Grad betragen, und er liegt demnach bereits in der Ruhestellung um 90 Grad in seiner Längsachse nach links gedreht in der Genitaltasche. Die während der Kopulation auf der rechten Seite befindliche Paramere ist somit morphologisch die linke. Diese auf Grund des Muskelstudiums gewonnene Erkenntnis bestätigt die schon von Jeannel (1941) geäußerte Vermutung zu diesem Problem. Allerdings ist dabei zu bedenken, daß dann der untere urotergo-phallobasale Muskel das Begattungsglied spiralförmig umschlingt, was aber leicht zu erklären ist. Sein Ursprung kann nämlich gut vorstellbar von der Spitze des Tergoapodemalringes auf der rechten Ringhälfte caudad gewandert sein, wobei dieser eigenartige Verlauf entstehen mußte.

Die tergo-phallobasalen Muskeln scheinen auch bei anderen Carabiden vorzukommen, wie der „protractor of Tegmen" (Pu) bei *Calosoma* vermuten läßt.

Die phallobasale Muskulatur

Phallobasale Muskeln ziehen von einem Teil der Phallobasis zu einem anderen und sind nicht selten fast ringförmig. Es kann sich dabei entweder um Parameren beweger handeln, wenn nämlich der betreffende Muskel beide Parameren miteinander verbindet, oder um annähernd rinförmige Muskeln, die sicherlich bei Kontraktion den protrahierten Aedoeagus fixieren. Verschiedentlich wurde auch vermutet, daß letztere den Flüssigkeitsdruck im Aedoeagus aufrechterhalten oder miterzeugen. Da sich diese Ringmuskeln nur schlecht mit Methylenblau anfärben, besitzen sie vielleicht eine andere Struktur, die durch histologische Untersuchungen bewiesen werden müßte. Bei *Harpalus* zieht der M. phallobasicus dorsal über die Aedoeagalbasis hinweg und verbindet beide Para-

meren miteinander (Abb. 22). Er färbt sich gut mit Methylenblau und ist seiner Funktion nach ein Adductor der Parameren. Der gleiche Muskel verläuft bei *Liparus* quer auf dem dorsalen Teil des phallobasalen Chitinringes, auf dem er auch beiderseits inseriert (Abb. 87, 88). Er besteht aus groben, nicht parallel verlaufenden Fasern, die sich schlecht färben. Wahrscheinlich komprimiert er bei seiner Kontraktion die Phallobasis.

Im Zuge der beträchtlichen Umwandlung der Phallobasis bei *Geotrupes* hat dieser Muskel ebenfalls starke Veränderungen erfahren. So kann man einen M. phallobasicus externus und einen M. phallobasicus internus unterscheiden. Der äußere umschließt ringförmig das craniale Ende des Phallobasalkonus (Abb. 49). Er färbt sich ebenfalls nur schwer und kann in seiner Funktion dem gleichen Muskel bei *Liparus* entsprechen. Die gleiche schlechte Färbbarkeit zeichnet auch die winzigen M. phallobasoapodemales aus, die sicher nur abgespaltene Teile vom M. phallobasicus externus sind (Abb. 49). Daneben besitzt *Geotrupes* noch den M. phallobasicus internus, der halbkreisförmig die eigentliche im Phallobasalzylinder liegende, membranöse innere Phallobasis dorsal umspannt und dem sklerotisierten, versteckt im Phallobasalzylinder liegenden Phallobasalring anliegt (Abb. 53, 54). Auch er färbt sich kaum mit Methylenblau.

In der Literatur gibt es Hinweise, daß derartige Muskeln auch bei anderen Käfern vorkommen. Der mächtige Ringmuskel bei *Melasoma* (Harnisch) wurde schon erwähnt. Der „mu_4" (Kerschner) von *Tenebrio* könnte ein echter M. phallobasicus sein, ebenso wie der „Beweger der Parameren" (Korschelt) bei *Dytiscus*. Letzterer scheint mit dem M. phallobasicus von *Harpalus* übereinzustimmen. Der von Verhoeff bei *Triplax* gefundene „Wandmuskel", der zur „festen Führung des Penis bei der Kopulation" dient, soll dabei dem „Parameremuskel "(Verhoeff) bei *Coccinella* entsprechen und wird von ihm als „Compressor" bezeichnet. In beiden Fällen handelt es sich augenscheinlich um echte M. phallobasicus. Pu und Evans führen einen derartigen Muskel nicht an. Lediglich der „adjustor of distal division of tambour" (Pu) bei *Anomala* kann eventuell mit dem M. phallobasicus externus von *Geotrupes* verglichen werden.

Die phallobasoapodemo-phallobasale Muskulatur

Die Gruppe der phallobasoapodemo-phallobasalen Muskeln tritt nur bei *Geotrupes* auf und ist im Zusammenhang mit dem Funktionswechsel eines Teiles der Phallobasis bei dieser Art zu verstehen. Wahrscheinlich trifft man derartige Muskeln auch bei anderen Käfergruppen, vor allem bei den übrigen Lamellicornia an, soweit eine ähnliche Umbildung der Phallobasis erfolgt ist wie bei *Geotrupes*. Es handelt sich dabei um Bündel, die innen am cranialen Teil des Phallobasalzylinders ihren Ursprung haben und an der eigentlichen inneren Phallobasis und an den Parameren inserieren. Sie dienen wahrscheinlich als Retractoren der inneren Phallobasis und als Paramerenbeweger. Bei *Geotrupes* lassen sich 3 Paare derartiger Muskeln (Abb. 52—56) feststellen und zwar den oberen, mittleren und unteren phallobasoapodemo-phallobasalen Strang. Sie verlaufen fast parallel zueinander und, wie ihre Namen besagen, nur in unterschiedlicher Höhe in Längsrichtung durch den Phallobasalzylinder.

In der Arbeit von Pu wird ein „retractor of median lobe" bei *Anomala* erwähnt, der große Ähnlichkeit mit dem hier erörterten M. phallobasoapodemophallobasicus besitzt. Da auch bei den Heteromera bestimmte Umbildungen der Phallobasis eintreten können, wäre es durchaus möglich, daß der „retractor

of median lobe" (Pu) von *Epicauta* und der „mu_1" (Kerschner) bei *Tenebrio* ebenfalls hierher gehören. Muskeln mit phallobasoapodemo-phallobasalem Verlauf wurden auch von *Hydrous* (Pu) beschrieben und als „adjustor of median lobe", und „adjustor of lateral lobe" bezeichnet.

In diese Gruppe fallen möglicherweise auch die „Trabesmuskeln" (Verhoeff) von *Coccinella* und *Triplax*, wobei allerdings die Morphologie dieser Tiere noch nicht genügend geklärt ist und zunächst der Sipho der Coccinelliden richtig gedeutet werden muß.]

Die phallobaso-phallischen Muskeln

Eine weitere wichtige Gruppe sind die phallobaso-phallischen Muskeln, die unmittelbare Aedoeagusretractoren darstellen. Wenn die Insertion dieser Stränge aber auf die oft vorhandenen cranialen Fortsätze des Aedoeagus, die Phalloapodeme, überwechselt, können auch Aedoeagus-Protractoren entstehen. Diese Gruppe kann auch echte Paramerenbeweger enthalten. Das ist vor allem dann der Fall, wenn die Phallobasis membranös bleibt wie bei *Harpalus*. Der M. phallobaso-phalloapodemalis (Abb. 20—23, 25, 26, 30, 35) fungiert hier daher als Abductor der Parameren, die als Teil der Phallobasis betrachtet werden. Bei *Liparus* fehlen echte Parameren und der sklerotisierte Phallobasalring mit seinem ventro-cranialen Apodem ist gegen den Aedoeagus beweglich. Deshalb kann der M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis (Abb. 108), an dessen stielförmigen cranialen Apophysen er inseriert, bei Kontraktion den Aedoeagus protrahieren. Viel wirksamere Protractoren sind dagegen die M. phallobaso-phalloapodemalis (Abb. 88), die dorsal liegen und am Phallobasalring selbst ansetzen. Im Vergleich zu *Harpalus* ist also nur eine Umkehrung des Fixpunktes bei der Arbeit dieses Muskels erfolgt. Dort werden die Parameren (also Teile der Phallobasis) gegen den Aedoeagus bewegt, hier der Aedoeagus gegen den Phallobasalring (ein anderer Teil der Phallobasis). Deshalb mußte bei *Harpalus* ein anderer Muskel die Funktion des Protractors übernehmen, nämlich der bei *Liparus* fehlende urotergo-phallobasale Muskel (Abb. 20).

Bei *Geotrupes* ist der Aedoeagus stark reduziert und seine Funktion wird teilweise durch den Phallobasalkonus übernommen. Der Aedoeagus-Retractor unterscheidet sich wenig vom gleichen Muskel bei *Liparus*. Auch er zieht als M. phallobaso-phalloapodemalis (Abb. 54) von der Phallobasis zu den hier ganz ähnlichen, langen Aedoeagalapophysen. Zum Unterschied von *Liparus* hat dieser Muskel aber auch Rotatorfunktion, da bei *Geotrupes* der Aedoeagus bei der Protraktion und Retraktion etwas gedreht wird. Da der in morphologischer Hinsicht mit den Phallobasalapophysen anderer Käfer vergleichbare Phallobasalkonus sehr lang ist und in cranialer Richtung den in ihm liegenden Aedoeagus und dessen Apophysen weit überragt, müssen die vom cranialen Ende des Konus zum Phallus und dessen Apodemen ziehenden Muskeln als Aedoeagus-Retractoren fungieren. Als solche sind deshalb die M. phallobasoapodemo-phalloapodemalis inferior (Abb. 72) basalis (Abb. 71) und superior (Abb. 53) anzusehen, die sich voneinander nur durch den Insertionspunkt an den Aedoeagalapodemen unterscheiden und auch an verschiedenen Stellen des Phalloapodemalzylinders entspringen. Bei *Geotrupes* haben sich also aus einer Muskelgruppe sowohl Retractoren wie auch Protractoren des Aedoeagus differenziert. Dies ist durch die Entstehung des Phallobasalzylinders und die gleichzeitige Verkleinerung des Aedoeagus ermöglicht worden.

Als zusätzlicher Retractor des Aedoeagus ist bei *Geotrupes* noch ein M. phallobasoapodemo-phallicus (Abb. 55, 57) vorhanden. Er unterscheidet sich von den übrigen durch seinen Ansatzpunkt am Aedoeagus. Es sei noch erwähnt, daß die hier beschriebenen Retractoren und Protractoren bei *Geotrupes* auch als Depressoren und Levatoren fungieren, da sie ja vom Aedoeagus schräg dorsal- und ventralwärts ziehen, um am Phallobasalkonus anzusetzen. Darüber hinaus können alle diese Stränge bei einseitiger Kontraktion auch die Funktion eines Laterotractors ausüben und im Zusammenspiel aller in diesem Bereich auftretenden Muskeln kann der Aedoeagus in jede Richtung bewegt werden.

Bei *Geotrupes* existiert außerdem noch ein Paar sehr feiner Muskeln, die lateral am inneren, sklerotisierten Phallobasalring ihren Ursprung nehmen und caudalwärts ziehend an der Spitze des membranösen Begattungsorgans ansetzen. Dieser als M. phallobaso-phallicus (Abb. 54) bezeichnete Strang kann an der Aedoeagus-Retraktion beteiligt sein.

Die phallobaso-phallischen Muskeln sind auch von anderen Autoren gefunden worden und erhielten die verschiedensten Bezeichnungen. Von *Triplax* sind „Winkelmuskel" (Verhoeff) bekannt, die dem M. phallobaso-phalloapodemalis entsprechen. Schwer zu entscheiden ist allerdings, welche der bei Coccinella (Verhoeff) festgestellten Muskeln in diese Gruppe gehören, weil die abweichende Morphologie des Kopulationsapparates bei diesen Tieren eine Deutung erschwert. Wahrscheinlich muß man aber den „mu_3" (Kerschner) von *Tenebrio* in diese Gruppe stellen. Die Zeichnung, die Bissel von der Kopulationsmuskulatur einer *Curculio*-Art gibt, enthält ebenfalls sowohl phallobaso-phalloapodemale wie auch phallobasoapodemo-phalloapodemale Stränge. Das gleiche gilt auch für *Calandra* (Murray and Tiegs), so daß man bei den ebengenannten Curculioniden-Arten einen ganz ähnlichen Verlauf der hier erörterten Stränge antrifft wie bei *Liparus*. Auch *Rhynchophorus* weist einen „protractor of median lobe" (Muir) auf, der, wie der gleichnamige Muskel (Muir) von *Strangalia*, zur phallobaso-phallicus-Gruppe gehört. *Dytiscus* scheint den gleichen Parameren-beweger M. phallopodemo-phallobasicus zu besitzen wie *Harpalus*, nur wird er dort „Spreizer der Parameren" (Korschelt) genannt. Von *Atomaria* beschrieb Evans einen „retractor muscle of the penis", den man ebenfalls hierher stellen muß. In der Arbeit von Pu fehlt ein solcher Strang nur bei *Hydrous*, während sich die „protractors of median lobe" von *Epicauta*, *Oides*, *Melanauster* und *Anomala* mit phallobaso-phalloapodemaler Muskulator homologisieren lassen. Die „protractors of median lobe" von *Calosoma* und *Cybister* muß man hier auch eingruppieren, doch sind es wohl eher, ähnlich wie bei *Harpalus*, Parameren-beweger und werden von Pu nicht richtig gedeutet. Möglicherweise sind auch die „adjustors of lateral lobe" (Pu) von *Melanauster* und *Epicauta* ebenso wie der „retractor of median lobe" (Pu) von *Melanauster* in diese Gruppe zu stellen.

Die phallobaso-endophallischen Muskeln

Als nächste Gruppe schließt sich die der phallobaso-endophallischen Muskulatur an. Wegen ihrer Insertion am Endophallus vermutet man zunächst, daß diese Stränge Retractoren des Praeputialsackes sind. Sie besitzen aber in erster Linie andere Funktionen und unterstützen vornehmlich die Retraktion des Aedoeagus. Die Stränge, deren Hauptaufgabe in der Retraktion des Endophallus besteht, sind in die nächste Gruppe zu stellen. Die Erklärung hierfür wird dort gegeben.

Als typischer Vertreter dieser Gruppe sei als erstes der M. phallobaso-endophallicus (Abb. 117) von *Liparus* genannt, der bei seiner Kontraktion den Aedoeagus am Endophallus zurückzieht. Dieser breite und kräftige Strang ist nur auf der Ventralseite des Begattungsorgans vorhanden. In sehr stark abgewandelter Form tritt ein gleicher Muskel auch bei *Geotrupes* als M. phalloductalis (Abb. 58) auf. Seine Insertion ist vom hier nur schwach entwickelten und kurzen Endophallus auf den Ductus ejaculatorius verlagert, so daß sich auch seine Funktion geändert hat. Er erleichtert die Aedoeagusprotraktion, indem er den Ductus ejaculatorius etwas caudalwärts zieht. Sollte aber der Ansatz am Ductus als Fixpunkt dienen, müßte dieser Muskel als schwacher Aedoeagus-Retractor fungieren.

Von anderen Autoren wurden phallobaso-enophallische Muskeln meist als Internalsack- oder Praeputialsackretractoren beschrieben, bei denen nicht immer sicher zu entscheiden ist, ob es sich um phallobaso-endophallische oder um phallo-endophallische Muskeln handelt. Die von Pu beschriebenen „retractor of flagellum" bei *Hydrous*, „retractor of internal sac" bei *Melanauster*, der „protractor of enlarged pouch of ejaculatory duct" von *Oides* und möglicherweise auch der „retractor of small sclerotizated lobe" von *Epicauta* scheinen hierher zu gehören. Das gleiche gilt auch für den „kleinen Praeputialsackretractor" (Verhoeff) von *Triplax*, während die übrigen „Praeputialsackretractoren" (Verkoeff) derselben Art nicht mit diesen Muskeln homologisiert werden können. Offensichtlich sind auch die „retractors of the internal sac" (Muir) von *Rhynchophorus* und *Strangalia* hier einzureihen ebenso wie der „Zurückzieher des Praeputialsackes (Francke-Grossmann) von *Dentroctonus*. „Paar III" bei den „Retractoren der Rutenblase" (Harnisch) von *Melasoma* ist ebenfalls ein phallobaso-endophallischer Muskel. Auch *Atomaria* besitzt einen analogen „retractor muscle of internal sac" (Evans).

Die phallo-endophallische Muskulatur

Wie schon weiter oben ausgeführt, unterscheiden sich die in dieser Gruppe zusammengefaßten Muskeln von den vorigen durch ihren Ursprung am Aedoeagus oder am Aedoeagalapodem. Bei ihrer Kontraktion muß zwangsläufig eine Endophallusretraktion eintreten, ohne daß dabei der Aedoeagus selbst gegen die Phallobasis bewegt wird. Deshalb können diese Stränge auch nicht an der Aedoeagus-Retraktion teilnehmen. Neben dem morphologischen rechtfertigt dieser funktionelle Unterschied die gesonderte Behandlung der Muskeln dieser Gruppe. Dazu gehören bei *Harpalus* der M. phalloapodemo-endophallicus und der M. phalloapodemalis internus (Abb. 36). Von erstgenannten ist wahrscheinlich der M. phalloapodemalis internus abzuleiten, der die schon erwähnte blasenförmige Aedoeagalbasis innen auskleidet. Dieser Muskel könnte an der Erhöhung des Flüssigkeitsdruckes innerhalb des Aedoeagus wesentlichen Anteil haben, denn der Endophallus kann nur auf diesem Wege protrahiert werden.

Bei *Geotrupes* wird der Endophallus von einer ringförmigen Muskellage umgeben, dem M. endophallicus (Abb. 58, 59), der wahrscheinlich auch an der Protraktion des Praeputialsackes beteiligt ist. Sehr stark entwickelt und reich gegliedert sind die phallo-endophallischen Muskeln bei *Liparus*. Ihrer Lage nach kann man dabei die M. phalloapodemo-endophallicus longus (Abb. 118), brevis (Abb. 95), dorsalis (Abb. 94) und basalis (Abb. 94) unterscheiden. Mit Ausnahme des M. phalloapodemo-endophallicus longus handelt es sich bei ihnen um

typische Endophallus-Retractoren, die allseitig am Endophallus ansetzen. Der M. phalloapodemo-endophallicus longus dagegen hat eine andere Aufgabe. Seine Insertion ist nämlich vom Endophallus auf die innere Phallusspitze verlagert. Bei seiner Kontraktion kann nur eine Knickung des Begattungsorganes an der Ansatzstelle der Apodeme erfolgen, wobei der protrahierte Aedoeagus mit seiner Spitze nach unten gebogen wird. Eine solche Knickstelle läßt sich tatsächlich nachweisen. Der Muskel kann also die Spitze des protrahierten Aedoeagus in der Medianebene bewegen.

Liparus besitzt noch zwei Muskelpaare, die dadurch entstanden sein können, daß die Insertion eines phalloapodemo-endophallischen Stranges craniad am Endophallus entlang bis zum Ductus ejaculatorius beziehungsweise am Exophallus entlang in derselben Richtung bis auf das jeweils dem Ursprungsort gegenüberliegende Phalloapodem verlagert wurde. Dabei entstanden der M. phalloapodemo-ductalis beziehungsweise der M. interphalloapodemalis (Abb. 94). Dadurch erhielt jener die Aufgabe, den Ductus ejaculatorius zu fixieren, während dieser indirekt eine Seitwärtsbewegung der Aedoeagusspitze bewirken kann.

Zu diesen Muskeln sind auch die „Paare I und II" der „Retractoren der Rutenblase" (Harnisch) von *Melasoma* zu rechnen. Ob sich die „Retraktoren der Rutenblase" (Krautwig) von *Calandra* hierher oder zur vorigen Gruppe einreihen lassen, müßte man am Objekt überprüfen. Von *Cybister* könnte man den „adjustor of lateral lobe" hierher stellen, denn, der Zeichnung nach zu urteilen, ist ein Irrtum von Pu bei der Deutung dieses Muskels nicht ausgeschlossen. Von *Oides* gehören der „retractor" und „protractor of the enlarged pouch of the ejaculatory duct" möglicherweise in diese Gruppe, ebenso wie der „retractor of internal sac" (Pu) von *Anomala*. Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß in manchen Fällen ein in dieser Gruppe diskutierter Muskel vielleicht der vorigen zuzurechnen ist und umgekehrt. Bei der Präparation dieser oft winzigen Bündel sind Irrtümer leicht möglich und wohl auch manchem der hier zitierten Autoren unterlaufen.

Die urotergo-pericardialen Muskeln

Die urotergo-pericardialen Muskeln, die man meist als „dorsale Transversalmuskeln" (Snodgrass; von Kéler) bezeichnet, sind feine transversal verlaufende Stränge, die ihren Ursprung auf den Terga nehmen und zum zentralen Rückengefäß ziehen, wo sie am Pericardialseptum inserieren. Sie fixieren das Rückengefäß und sind vielleicht auch an der Unterstützung des Blutkreislaufes beteiligt.

Bei der Präparation reißen diese Muskeln sehr leicht von den Terga ab. Als Beispiel sind die entsprechenden Muskeln (Abb. 73) von *Geotrupes* dargestellt. Sie inserieren seitlich auf der Hinterkante der Terga V und VI. Möglicherweise tragen auch andere Rückenplatten solche Stränge, die übersehen wurden. Bei *Atomaria* heißen diese Muskeln „alary muscles" (Evans). Bei dieser Art wird er nur im 1. Segment gefunden. Ein gleicher Muskel wurde auch von *Triplax* (Verhoeff) beschrieben, der an der Grenze zwischen 2. und 3. Segment entspringt.

Die Analdrüsenmuskulatur gehört eigentlich nicht in den Rahmen der Erörterungen, soll aber als ein interessanter Sonderfall erwähnt werden. Die oft sehr großen Analdrüsen der Carabidae entstehen als sekundäre Einstülpungen der Körperwand zwischen den Terga VIII und IX. Bei *Harpalus* ließ sich ein

M. ducti glandianalis nachweisen, der dorsal auf dem Ausführungsgang derselben liegt (Abb. 19). Dieser sehr kleine Strang könnte ein eigenartiger Schließmuskel sein, der bei seiner Kontraktion den Ductus einknickt. Die blasenförmigen großen Sekretspeicher, die diese „Drüsen" eigentlich darstellen, werden von einer dünnen Muskelhaut umschlossen, die durch ihre Kontraktion auf das gespeicherte Sekret einen Druck ausübt. Dieser wird bei Kontraktion des kleinen Schließmuskels natürlich erhöht und kann bei plötzlicher Erschlaffung des letzteren zur Wirkung kommen, wobei das Sekret ausgespritzt wird.

Bei Erörterung der Abdominalmuskulatur ließ sich ein Muskel von *Geotrupes*, der M. tergo-paratergalis (Abb. 47) des Segmentes IX, nirgends eingruppieren, wobei auch seine Funktion unklar geblieben ist. Es handelt sich dabei um jenen sehr kleinen Strang, der dem 9. Hinterleibsring innen anliegt und lateral das Tergum mit dem hier als Paratergit bezeichneten Sklerit verbindet.

Faßt man die Diskussion über die Abdominalmuskeln bei den Koleopteren zusammen, so gelangt man zu folgenden Schlüssen: Die Abdominalmuskulatur und insbesondere die des Kopulationsapparates ist sehr verschiedenartig und besteht aus einer Vielzahl von Strängen, die man aber nach ihrer Lage und Derivation in einigen Gruppen zusammenfassen kann. Innerhalb dieser Gruppen lassen sie sich homologisieren. Damit kann man der von Millet (1942) geäußerten Meinung gegenübertreten, nach der dies für die Muskulatur des Kopulationsapparates nicht möglich sei. Die große Anzahl der am Kopulationsapparat ansetzenden Muskeln läßt vermuten, daß die von Harnisch (1915) angegebene Zahl von nur 7 (vgl. auch v. Kéler) bei der Begattung beteiligten Strängen zu gering ist, um so mehr, als er offensichtlich auch indirekte Kopulationsmuskeln, die zum 7., 8. oder 9. Segment gehören, mitgezählt hat. Schließlich wird ja auch schon in der ausgezeichneten Gelbrand-Monographie von Korschelt eine viel höhere Zahl angegeben.

Homologisierungen zwischen Muskeln des Abdomens und des Kopulationsapparates verschiedener Käferarten findet man bereits in früheren Arbeiten, in denen die Autoren in Klammern angaben, wie den von ihnen gefundenen Muskel andere Bearbeiter nannten. In dieser Hinsicht sind besonders die Studien von Korschelt, Saxena und Evans hervorzuheben. Pu war der einzige Autor, der selbst mehrere Käferarten auf ihre Genitalmuskulatur hin untersuchte, die dabei gefundenen Stränge miteinander verglich und Homologisierungen vornahm. Um so erstaunlicher ist es, daß diese so wichtige, bereits 1937 erschienene Arbeit, von späteren Bearbeitern keine Berücksichtigung fand.

Am Ablauf der Kopula sind viele Muskeln beteiligt. Dabei wirken sowohl direkte Genitalmuskeln als auch verschiedene Stränge der Segmente 7—9 indirekt mit. Bei den Arten kann der Aedoeagus durch Muskelzug in jede erforderliche Richtung bewegt werden. Insbesondere sei hervorgehoben, daß nicht nur seine Retraktion, sondern auch die Protraktion durch direkte Muskelwirkung erfolgt, denn bei allen 3 Spezies ließen sich genügend kräftige Aedoeagus-Protractoren nachweisen. Natürlich ist es dabei möglich und wahrscheinlich, daß auch der durch die Längs- und Dorsoventral-Muskulatur im Abdomen erzeugte Druck die Protraktion des Aedoeagus unterstützt. Dieser Druck dient aber vor allem der Protraktion des Endophallus, der bekanntlich bei vielen Käferarten durch Ausstülpung zum funktionellen Aedoeagus wird. Diese Ausstülpung wird nicht durch direkte Muskelwirkung erreicht, wohl aber die Retraktion des Endophallus. Durch den Nachweis von Aedoeagus-Protractoren ist

die Auffassung von Francke-Grossmann (1948) hinfällig, die Erektion bei Käfern würde nur durch den Blutdruck bewirkt, da keine Protractoren vorhanden seien.

Weiterhin gibt die Untersuchung der Abdominalmuskulatur Hinweise auf die phylogenetischen Beziehungen einzelner Käfergruppen zueinander. Ein Beispiel dafür ist der Vorgang der Aedoeagus-Protraktion, der bei *Harpalus* offenbar durch völlig andere Muskelgruppen bewirkt wird als bei Vertretern weiterer Käfergruppen. Aus der Literatur ist zu entnehmen, daß dies auch für andere Carabiden gilt. Das Vorhandensein oder Fehlen der externalen ventralen Längsmuskulatur des Abdomens kann man in dieser Hinsicht ebenfalls verwenden. Wäre das bisher untersuchte Material umfangreicher, könnte sicher noch eine ganze Reihe derartiger Hinweise gefunden werden, die sich schon bei den hier untersuchten drei Arten andeuten.

Diskussion der Abdominalsklerite und des Aedoeagus

Durch das Studium der Muskulatur kann man die Bedeutung, Funktion und vermutliche Herkunft bestimmter Sklerite klären. Das gilt besonders für die Terga IX und X, sowie für die Sterna VIII und IX. Nicht zuletzt sei auch das Spiculum gastrale genannt, das hier auf Grund der Muskulaturuntersuchung als Derivat des IX. Tergum gedeutet wurde. Sicherlich hätte man die abwegigen Deutungen der Hinterleibsringe 7 bis 10 und des Kopulationsapparates, wie man sie zum Beispiel in den Arbeiten von Harnisch, Krautwig sowie Juga und Konnerth findet, vermeiden können, wenn man die Muskulatur insbesondere in den Segmenten 5, 6 und 7 berücksichtigt hätte. Ähnliche Bedeutung hat auch die Muskulatur für das Erkennen des 1. und 2. Abdominalringes.

Die Deutung der einzelnen Teile des Kopulationsapparates mit Hilfe der Muskeln stößt allerdings auf größere Schwierigkeiten, zumal die Herkunft der hier vorhandenen Stränge unklar bleibt. Immerhin ist es aber möglich, gleiche Teile bei verschiedenen Arten zu erkennen, wenn sie die gleichen Muskeln aufweisen. Die Beziehungen des Kopulationsapparates zu den Segmenten 9 oder 10 sind allerdings mit Hilfe des Muskelstudiums wohl kaum zu klären. Die ontogenetische Untersuchung wird die einzige Methode sein, die diese Fragen überzeugend lösen kann. Aus dem Studium der Muskelanordnung kann man folgende, die Herkunft einzelner Sklerite betreffende Schlußfolgerungen ziehen:

1. Wenn den Segmenten 1—3 hier nicht das Hauptaugenmerk galt, so soll doch auf einen wesentlichen Punkt hingewiesen werden, der wenig bekannt ist. Aus den klassischen Untersuchungen Verhoeffs (1893), Kolbes (1901) und Ganglbauers (1903) entnimmt man, daß die abdominalen Sterna I bei den Käfern bis auf wenige Ausnahmen völlig reduziert sind. Tatsächlich ist auch die ventrale Längsmuskulatur des 1. Segmentes reduziert oder mit den Muskeln des Metathorax verbunden. In den hier untersuchten und aus der Literatur bekannten Fällen ist die tergo-sternale Muskulatur des 1. Abdominalsegmentes immer vorhanden. Das deutet darauf hin, daß Reste dieses Sternum immer erhalten bleiben. Als solche sind sie aber äußerlich nicht mehr erkennbar, weil sie offenbar nahtlos mit dem II. Sternum verschmelzen. Trifft diese Vermutung aber nicht zu, müßte die Insertion der tergo-sternalen Muskeln immer auf das II. Sternum übergewechselt sein.

2. Das Studium der Längsmuskulatur im 7. Segment gibt immer die Möglichkeit, den in vielen Fällen teleskopartig in dieses eingeschobenen 8. Abdomi-

nalring zu erkennen. Das Sternum VIII bietet in dieser Hinsicht besonders bei den stärker abgewandelten Familien, also etwa den Phytophagen und Rhynchophoren, aber auch in manchen der zu Unrecht als primitiv angesehene Familien, wie den Carabiden, einige Schwierigkeiten.
Bei *Geotrupes* ist das gut sichtbare Segment 8 vollständig erhalten und nicht in den Hinterleib eingezogen (Abb. 42). Bei *Liparus* ist das Sternum VIII bereits völlig, das Tergum aber nur zur Hälfte in das 7. Segment eingeschachtelt (Abb. 82, 83). Das Sternum VIII selbst ist bis auf zwei kleine Sklerite reduziert (Abb. 85). Die Lage der tergosternalen Muskeln des 8. und der ventrale Längsmuskel des 7. Segmentes weisen aber eindeutig diese Sklerite als Reste des Sternum VIII aus. Ähnlich verhält es sich mit dem Sternum VIII von *Harpalus*. Das Tergum VIII ist aber bei *Harpalus* auch schon zu einem großen Teil in den 7. Hinterleibsring eingezogen, so daß von ihm nur noch ein schmaler Streifen unter der 7. Rückenplatte hervorragt (Abb. 2)

3. Die wichtigsten Hinweise gibt die Muskeluntersuchung für das Erkennen des 9. Segmentes, das allgemein bei den Käfern stark reduziert ist oder nur in veränderter Form angetroffen wird. Dieser Abdominalring ist bei *Geotrupes* leicht erkennbar (Abb. 44). Die entsprechenden Längsmuskeln, die die Segmente VIII und IX miteinander verbinden, sind sowohl tergal als auch sternal vorhanden. Eigenartigerweise ist aber bei *Geotrupes* lateral zwischen dem Tergum und dem Sternum ein Sklerit (Abb. 44) vorhanden, das deutlich von beiden durch Membranfalten getrennt ist. Seiner Lage nach stellt dieses Sklerit ein Pleurit dar, obwohl es sehr zweifelhaft ist, daß es sich dabei tatsächlich um ein solches handelt. Die Deutung wird noch wesentlich erschwert durch das Fehlen eines Stigma im 9. Segment. Leider gibt auch der M. tergo-paratergalis keinen Anhaltspunkt für eine richtige Erkennung des fraglichen Sklerites, denn tergo-paratergale Stränge wurden bei Käfern noch nicht gefunden. Sieht man in dem fraglichen Sklerit Reste des 10. Segmentes, dann müßte der M. tergo-paratergalis den dorsalen Längsmuskel vom 9. Segment darstellen. Zu Vieles spricht aber gegen eine solche Erklärung, insbesondere die Insertion von Längsmuskeln des Tergums VIII und der dorsoventralen Muskeln des Segmentes 9 eben an diesem Sklerit. Da ein Teil der offensichtlich tergo-sternalen Muskulatur des 9. Segmentes, aber an diesem „Pleurit" ansetzt (Abb. 78), handelt es sich bei ihm wahrscheinlich um ein Paratergit, also um einen vom Tergum IX abgespaltenen Teil.
Bemerkenswert ist dieses Sklerit auch dadurch, daß es jene Apophysen trägt, die als „Aufhänger" für den Kopulationsapparat dienen (Abb. 44). Es wäre daher wichtig, auch andere mit *Geotrupes* verwandte Käfer auf dieses Sklerit hin zu untersuchen oder ontogenetische Untersuchungen über seine Entstehung durchzuführen.
Während Sternum und Tergum des 9. Abdominalringes bei *Geotrupes* leicht erkennbar sind, ist dies bei *Harpalus* bereits sehr schwierig. Bekanntlich besitzen Carabiden einen „Hinteren Bogen" oder auch „Oberen Bogen" (Abb. 4, 12), der Rektum und Genitaltasche umfaßt. Es liegt also nahe, in diesem Ring das veränderte 9. Segment zu sehen, das damit auch eine ganz typische Lage besäße. Die Muskulatur beweist aber, daß diese Annahme falsch ist. Verhoeff (1917) hat dies bereits richtig erkannt, indem er in dem Ring Apophysen des Tergum IX erblickte, die unter der Genitaltasche miteinander verschmolzen sind. Diese Ansicht Verhoeff wurde stark kriti-

siert, wobei man ihm vorhielt, ein tergales Gebilde könne nicht ventral der Genitaltasche liegen. Wie das Studium der Muskulatur zeigt, hatte Verhoeff durchaus Recht. Bei *Harpalus* sieht man zunächst, daß dieser Ring auf der rechten Ventralseite ein sklerotisiertes Anhängsel (Abb. 32) trägt, das in der Ebene des Ringes liegt und in diesen hineinragt. Dieses kleine Sklerit kann man auch bei anderen Carabiden, zum Beispiel bei *Bembidion* am herauspräparierten Ring finden. Es handelt sich bei ihm um den Rest des Sternum IX, das infolge der Drehung des Aedoeagus nur einseitig ausgebildet ist und als stabile Gleitunterlage für den Aedoeagus bei der Kopulation dient. Als Tergum IX ist dementsprechend der dorso-caudale Teil des Ringes anzusehen, während der übrige, vordere Teil von den stark cranial ausgezogenen Vorderwinkeln des gleichen Tergum gebildet wird, die miteinander verschmelzen und so den Tergoapodemalring bilden. Als Beweis für die Richtigkeit dieser Erklärung kann die Muskulatur herangezogen werden, die am Ring ansetzt. Am laterocaudalen Teil des Ringes inserieren die dorsalen Längsmuskeln (Abb. 19) des Segmentes 8, wodurch sie diesen Teil als zum Tergum IX gehörig charakterisieren. Außerdem setzt am caudalen Ringteil innen, also am Tergum IX, ein kleiner Muskel (Abb. 37) an, der allerdings nur rechtsseitig ausgebildet ist und zu dem schon erwähnten ventralen, mit dem Ring verschmolzenen Sklerit zieht. Bei diesem Muskel handelt es sich um den M. urotergo-sternalis IX und bei dem Sklerit demnach um das Sternum IX. Da es linksseitig fehlt, ist auch die linke Hälfte dieses Muskelpaares reduziert. An dem winzigen Rest des IX. Sternum setzen keine vom VIII. kommenden Stränge an. Zur Frage der Muskulatur des IX. Sternum wurde bereits bei der Beschreibung der tergoapodemo-phallobasalen Muskeln Stellung genommen und die Möglichkeit ihrer Entstehung aus den ventralen Längsmuskeln des Sternum IX erörtert. Wenn aber bei *Harpalus* die sternale Längsmuskulatur im 8. Segment fehlt, so kann das schon deshalb nicht verwundern, weil ja das Sternum IX keine eigene Beweglichkeit in der Körperlängsrichtung mehr besitzt, da es mit dem Tergum IX verschmolzen ist. Der genannte Ring mit dem Sternum IX wird aber durch genügend viele andere Muskeln bewegt.

Nicht minder erheblich sind die Veränderungen, die das 9. Segment bei *Liparus* erfahren hat. Auf den ersten Blick scheint das Tergum IX zu fehlen. Das Sternum IX ist noch auffindbar (Abb. 85) und in Form eines herzförmigen, in die ventrale Genitaltaschenwand eingelagerten Sklerites vorhanden. Dieses Sklerit ist durch den caudal gelegenen, ventralen Teil der Genitaltaschenhaut mit dem Sternum VIII verbunden, so daß dieser Teil der Genitaltasche als Intersegmentalmembran zwischen den Bauchplatten VIII und IX zu betrachten ist. Da der kleine ventrale Längsmuskel des Segmentes VIII, der die Sterna VIII und IX miteinander verbindet (Abb. 103) noch vorhanden ist, kann kaum noch ein Zweifel daran bestehen, daß dieses Sklerit tatsächlich das Sternum IX darstellt. Auf ihm entspringt das lange stabförmige Spiculum gastrale. Um das Tergum IX zu finden, muß man zunächst den Verlauf der dorsalen Längsmuskeln des Segmentes VIII verfolgen, die üblicherweise die Terga VIII und XI miteinander verbinden. Diese Muskeln sind tatsächlich vorhanden (Abb. 87, 103) und sogar sehr kräftig ausgebildet. Sie besitzen den charakteristischen Ursprungsort am Vorderrand des Tergum VIII. Die Richtung ihres Verlaufs ist aber keine longitudi-

nale (Abb. 115), sondern mehr vertikal. Sie ziehen beiderseits an der Genitaltasche vorbei und inserieren am lateralen Rand des als Sternum IX erkannten herzförmigen Sklerites und zwar in unmittelbarer Nähe der Gabel, die den Anfangsteil des Spiculum gastrale bildet. Falls nicht die Insertion der dorsalen Längsmuskeln des Segmentes VIII auf das Sternum IX verlagert wurde, was sehr ungewöhnlich wäre, müßte man den Gabelästen des Spiculums beziehungsweise dem lateralen Rand des herzförmigen Sklerites tergale Herkunft zuerkennen. Korrekter scheint es daher zu sein, wenn man das herzförmige Sklerit nicht als IX. Sternum, sondern als Rudiment des Segmentes IX bezeichnet. Übrigens ist es durchaus vorstellbar, wie ein solches Rudiment entstanden sein könnte. In den hinteren Segmenten zeigen die Terga und Sterna bei Käfern ganz allgemein die Tendenz, miteinander zu einem Ring oder Rohr zu verschmelzen. Diese können sich dann von dorsal her auflösen, wobei die Insertionsstellen der dorsalen Längsmuskeln entweder auf den darunterliegenden Darm übergehen oder aber nach Maßgabe der Auflösung des Ringes in ventraler Richtung verlagert werden. So entsteht dann die völlig ungewöhnliche Lage jener „dorsalen Längsmuskeln", deren Funktion sich dabei natürlich ebenfalls ändert, worauf schon an anderer Stelle eingegangen wurde.

Reste des 10. Segmentes sind bei keiner der 3 untersuchten Arten vorhanden.

4. Das „Spiculum gastrale" gehörte noch zu den vielumstrittenen Skleriten des Käferabdomens, das die verschiedensten Erklärungen erfahren hat. Selbst die ontogenetischen Befunde sind widersprechend. Die Untersuchung der am Spiculum ansetzenden Muskulatur in Verbindung mit einigen allgemeineren vergleichend-morphologischen Überlegungen führt zu einer Hypothese der Entstehung dieses Gebildes, die zumindest die Grundlage einer Diskussion bilden könnte. Wenn man zunächst die Form des Spiculum gastrale bei Vertretern verschiedener Käferfamilien vergleicht, so findet man stabähnliche Formen, die isoliert unter der Genitaltasche liegen (Scolytidae), lange geschwungen Stäbe (Curculionidae), die ventral an der Genitaltasche ansetzen und gabelförmigen Ursprung (Abb. 85) haben können (*Liparus*), Stäbe mit langer Gabel im Basalteil (viele Phytophaga), wobei die Gabeläste seitlich neben der Genitaltaschenbasis liegen, alle Übergänge von Y- zu V-förmigen Gebilden (Phytophaga), wobei die beiden Äste seitlich der Genitaltasche dorsocaudal ziehen, U-förmige Spicula (*Melasoma*), und lange, dorsal offene Ovale (*Atomaria*), die sogar an den beiden freien Enden plättchenartige Sklerite tragen können. Damit ist bereits der Übergang zu jenen Ring gegeben, der als oberer Bogen der Carabiden bekannt ist und der sich als Derivat des IX. Tergum erwies, wie das bereits Verhoeff richtig erkannt hat. Verhoeff war auch der einzige, der auf die nahe Verwandtschaft zwischen dem Spiculum und dem hinteren Bogen der Carabiden hinwies, indem er das Spiculum dem Bogen „physiologisch gleichwertig" erachtete. Diese Annahme begründet sich darauf, daß sowohl der Bogen der Carabiden wie auch das Spiculum anderer Käfergruppen durch den gleichen Muskel, nämlich den M. tergoapodemo-phallobasicus, mit der Phallobasis verbunden wird. Das fand seinen Ausdruck auch in dem von Verhoeff für den Bogen der Carabiden geprägten Ausdruck Spiculum dorsale, der allerdings von anderen Autoren nicht mehr verwendet wurde.

Man kann sich die Entstehung des Spiculum, das hier den in morphologischer Hinsicht aussagekräftigeren Terminus Tergalapodem erhielt, folgendermaßen vorstellen: Der als Tergoapodemalring bezeichnete Bogen der Carabidae wird zunächst dorsal aufgelöst. Dies ist übrigens bei manchen Carabiden schon angedeutet. Die freien Äste der nun entstandenen langgestreckten, caudal offenen Spange liegen dann neben der Genitaltasche. Die Insertion der dorsalen Längsmuskeln des 8. Segmentes kann dabei auf diesen erhalten bleiben. Schließlich sinkt der dorsalcaudale Teil dieser Spange immer weiter ventralwärts, wobei auch die Insertion der dorsalen Längsmuskeln des Segmentes VIII „mitgenommen" wird. Die caudalen Spitzen der Spange liegen frei neben der Genitaltasche, wenn die Art von Formen abstammt, bei denen Sternum und Tergum IX durch Pleuralhäute voneinander getrennt waren. Sie setzen an der Genitaltasche oder am Sternum IX, das ja in diese integriert wird, an, wenn sich die Spezies von Formen ableiten, bei denen die Pleuralhaut IX fehlte und Tergum und Sternum IX zu einem festen Ring verschmolzen waren. Mit dem Senken der beiden Arme des offenen Ringes geht eine progressive Zusammenlegung des cranialen Endes dieser Spange einher, wobei zunächst V-, später Y-förmige Tergalapodeme entstehen. Ein weiterer Schritt in der Evolution ist die Ausbildung eines Stabes mit gabelförmigem Basalende. Schließlich kann auch noch die Gabelung aufgegeben werden und der Stab die Bindung zur Genitaltasche verlieren. Fragt man nach den Ursachen, die die Evolution gerade in diese Richtung lenkten, so kann man nur mit Vermutungen antworten. Zunächst wäre es gut denkbar, wenn sich für den immer größer werdenden Phallus eine Aufhängung als wirksamer erweist als eine Sützung. Dann müßte aber

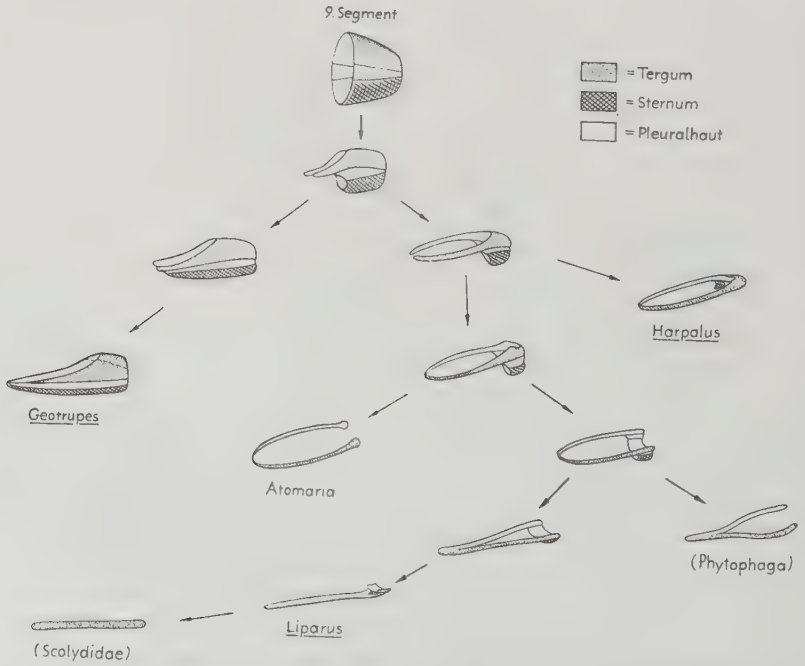

Abb. 119. Hypothetisches Schema der Evolution des 9. Segementes.

das Tergum IX die entsprechende Aufhängevorrichtung ausbilden. Die zunehmende Invagination auch der VIII. Bauchplatte, die nun die gesamte Genitaltasche trägt, macht daher den Tergoapodemalring entbehrlich und dieser löst sich dorsal auf, wobei sein ventraler Teil der Aedoeagusbewegung dienen kann, indem er den dafür nötigen Muskeln günstige Ansatzmöglichkeiten liefert. Diese Entwicklung erfolgt natürlich nicht in gerader Linie, sondern über viele Zwischenformen, von denen sich die besprochenen Typen ableiten, wie das etwa auf dem Schema in Abb. 119 gezeigt wird.

Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß dies ein hypothetisches Schema ist, das auf der Grundlage eines nur sehr geringen Materials basiert und nur die Formen enthält, für die entsprechende Muskeluntersuchungen vorliegen. Deswegen fehlen in ihm auch solche große und wichtige Gruppen, wie die Staphylinoidea und Malacodermata. Immerhin zeigt es einen möglichen Bildungsweg der tergoapodemalen Chitinspange für die Arten der Genera *Harpalus*, *Geotrupes* und *Liparus*, sowie für verschiedener Phytophaga (Pu, Harnisch) und *Atomaria* (Evans). Das entsprechende Sklerit von *Dytiscus* (Korschelt) ist sehr kompliziert, scheint aber einen ähnlichen Bau aufzuweisen wie bei *Harpalus*. Die bei *Harpalus*, *Liparus* und bei Phytophagen gefundene Form des Tergalapodems ist offenbar charakteristisch für die jeweilige Gruppe, der die genannten Vertreter angehören. So ist die Harpalusform typisch für Carabiden, die Liparusform mehr oder weniger charakteristisch für Curculioniden und auch der hier angegebene Phytophagentyp kommt bei den Familien der Phytophaga häufig vor. Für die Clavicornia liegt nur *Atomaria* als Beispiel vor. Erwähnt sei noch, daß die bei *Geotrupes* gefundene Form des Segmentes 9 bereits stark abgeleitete Züge trägt, wie das verlängerte Sternum IX und das Vorhandensein eines Paratergites.

Weiter oben wurde bereits angedeutet, daß sich aus Muskeluntersuchungen wenig Hinweise auf die Beziehungen des Kopulationsapparates zu einzelnen Segmenten ergaben. Deshalb können nur wenige diesbezügliche Vermutungen geäußert werden. So könnte zum Beispiel das voll ausgebildete IX. Sternum von *Geotrupes stercorosus*, der sich in verschiedener Hinsicht als primitivste der 3 Arten erwies, darauf hinweisen, daß der Phallus dem Segment 10 entstammt. Außerdem ist bei dieser Art ein beträchtlicher Teil der Muskeln eines Praegenitalsegmentes erhalten geblieben. Bei *Liparus* und *Harpalus* ist aber das Sternum IX bereits so klein, daß man den Phallus durchaus mit caudalen reduzierten Teilen dieser Bauchplatte in Verbindung bringen kann. Deshalb können aus der vorliegenden Arbeit auch keine Schlüsse über die Herkunft der intraphallischen Muskulatur gezogen werden. Grundsätzlich kommen zwei Möglichkeiten in Betracht: Entweder handelt es sich um Neubildungen oder sie entstammen dem Bildungsort des Aedoeagus, das heißt dem Sternum IX oder X. Bei der zweiten Annahme ist aber zu berücksichtigen, daß die tergo-sternalen Stränge des 9. Segmentes noch mehr oder weniger deutlich vorhanden sind und die sternale Längsmuskulatur des gleichen Segmentes wenigstens zum Teil zur tergoapodemo-phallobasalen Muskulatur umgewandelt sein kann. Beide Gruppen kämen dann als Ausgangsmaterial für die im Phallus liegenden Muskeln nicht in Betracht. Da aber auch die dorsale Muskulatur schon von vornherein ausscheidet, wäre die intraphallische Muskulatur höchstens von Strängen des 10. Segmentes abzuleiten, wobei man dieses als Bildungsort des Phallus ansehen muß. Diese Frage ist jedoch nur in ontogenetischen Untersuchungen zu entscheiden.

Wie die Ontogenese zeigt, entsteht der Aedoeagus der Koleopteren immer aus den beiden Mesomeren der Primitivzapfen am IX. oder X. Sternum. Dementsprechend sind die Aedoeagi einander homolog. Etwas schwieriger ist die Frage nach der Herkunft der Parameren zu beantworten. Diese sollen nämlich aus den lateralen Loben der beiden Primitivzapfen hervorgehen. Bei parameren-losen Käfern unterbleibt deshalb die Abspaltung der lateralen Loben von den Primitivzapfen. Welche der mit dem Aedoeagus assoziierten Sklerite aber aus diesem lateralen Loben entstehen, ist noch zu wenig untersucht, und möglicherweise sind die Teile, die man bei den verschiedenen Käfern als Parameren bezeichnet, einander nicht homolog. So werden die am Phallobasalring der Curculioniden fest angewachsenen dünnen Plättchen ebenso Parameren genannt, wie die gelenkig am Basalstück (Phallobasis) oder unmittelbar am Aedoeagus artikulierenden Anhänge. Die Untersuchung der drei Arten beweist, daß es sich bei den Parameren durchaus nicht um morphologisch gleichartige Gebilde handelt.

Bei *Harpalus* sind die Parameren stark sklerotisierte und charakteristisch geformte Abschnitte jener Membran, die am Aedoeagus ansetzt und in die Genitaltaschenwand übergeht (Abb. 35). Wegen des komplizierten Verlaufes und der starken Faltung dieser Phallobasalmembran kann man aber leicht übersehen, daß die Parameren direkt in dieser Membran liegen, deren Bestandteil sie damit sind. Dabei ist ihr basaler Teil an den Aedoeagus herangerückt und wird in dieser Lage durch Muskeln fixiert.

Die Zugehörigkeit der Parameren zur Phallobasalmembran ist bei *Geotrupes* (Abb. 68) besonders deutlich, da die gefaltete Membran, die nach Snodgrass der Phallobasis entspricht, an der caudalen Biegungsstelle nur teilweise stärker sklerotisiert ist und so die Parameren bildet. Das Gelenk zwischen Paramere und Basalstück, die beide Teile der Phallobasis sind, ist nur eine nicht sklerotisierte Falte der Phallobasalmembran.

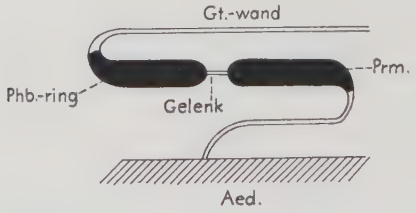

Abb. 120. Schematische Darstellung der Parameren von *Harpalus* und *Geotrupes* (links).

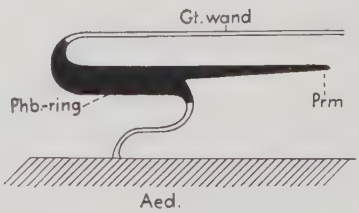

Abb. 121. Schematische Darstellung der Parameren von *Liparus* (rechts).

Einen anderen Bau weisen die Parameren von *Liparus* auf. Sie sind nicht Bestandteile der phallobasalen Membran, sondern ein sekundärer Fortsatz jenes sklerotisierten Bereichs der Phallobasalmembran, der gewöhnlich Basalstück oder Phallobasalring genannt wird (Abb. 83).

Eine eingehende Besprechung der Parameren war notwendig, um die Benennung der an ihnen ansetzenden Muskeln zu rechtfertigen. Sie wurden zu den phallobasalen Strängen gerechnet, da der Begriff Paramere in morphologischer Hinsicht noch zu unklar ist. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um nur bei

manchen Käfergruppen ausgebildete, charakteristisch geformte Teile der Phallobasis.

Sehr kompliziert ist die Phallobasis bei *Geotrupes*, da sie den „Tambour" bildet, eine Chitinröhre, die den eigentlichen Aedoeagus umschließt und selbst den funktionellen Aedoeagus darstellt (Abb. 44).

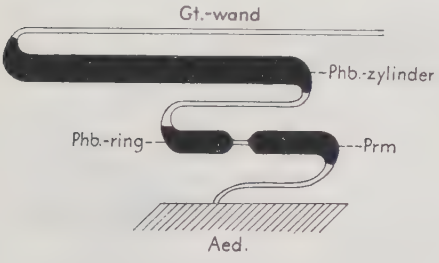

Abb. 122. Schematische Darstellung der Phallobasis von *Geotrupes*.

Deswegen muß eigentlich das weiter oben gegebene Schema, wie auf Abb. 122 gezeigt, ergänzt werden. Demnach kann man bei *Geotrupes* von einer doppelten Phallobasis sprechen. Dabei bildet der mediale Abschnitt den im Phallobasalzylinder liegenden Phallobasalring und die kleinen asymmetrischen Parameren (Abb. 54, 64—69) und der laterale den Phallobasalzylinder. Letzteren kann man Phallobasalapodem nennen, da die den Aedoeagus bewegenden Muskeln an ihm ansetzen. Das auf Abb. 124 gegebene Schema könnte die Entstehung so verschiedener Formen der Phallobasis erklären. Die Entstehung von Aedoeagalapophysen erhöht die Wirksamkeit der am Aedoeagus ansetzenden Muskeln, insbesondere der Protractoren des Begattungsorgans (Abb. 125).

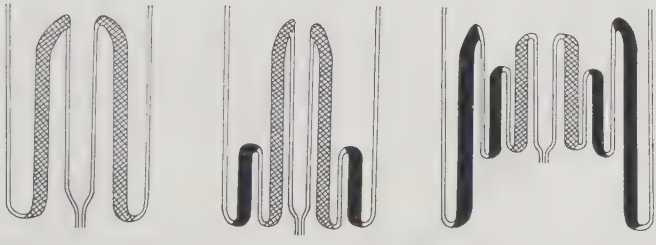

Abb. 123. Schematische Darstellung der Phallobasis: Links — Phallobasis fehlt; Mitte — einfache Phallobasis (*Harpalus*, *Liparus*); Rechts — doppelte Phallobasis (*Geotrupes*).

Diese „Verlängerer" des Aedoeagus können, wie die Untersuchung der 3 Arten ebenfalls zeigte, sehr verschiedene Form besitzen. Als Aedoeagalapodem kann man eigentlich jeden craniad der Eintrittstelle des Ductus ejaculatorius gelegenen Fortsatz des Aedoeagus bezeichnen. Daß diese Gebilde bei der Verschiedenartigkeit ihres Aussehens trotzdem homolog sind, wird durch die jeweils gleichen, an ihnen ansetzenden Musklen bewiesen. Bei *Liparus* (Abb. 85) und *Geotrupes* (Abb. 58) haben diese Apodeme die Gestalt langer Stiele und bei *Harpalus* (Abb. 38) die eines blasenförmigen Anhanges, wobei die letztgenannte Form als abgeleitet angesehen werden muß, denn bei vielen Carabiden ist diese Blase noch nicht geschlossen und das Aedoeagalapodem besitzt die Gestalt von Halbkugeln oder unregelmäßigen Flächen.

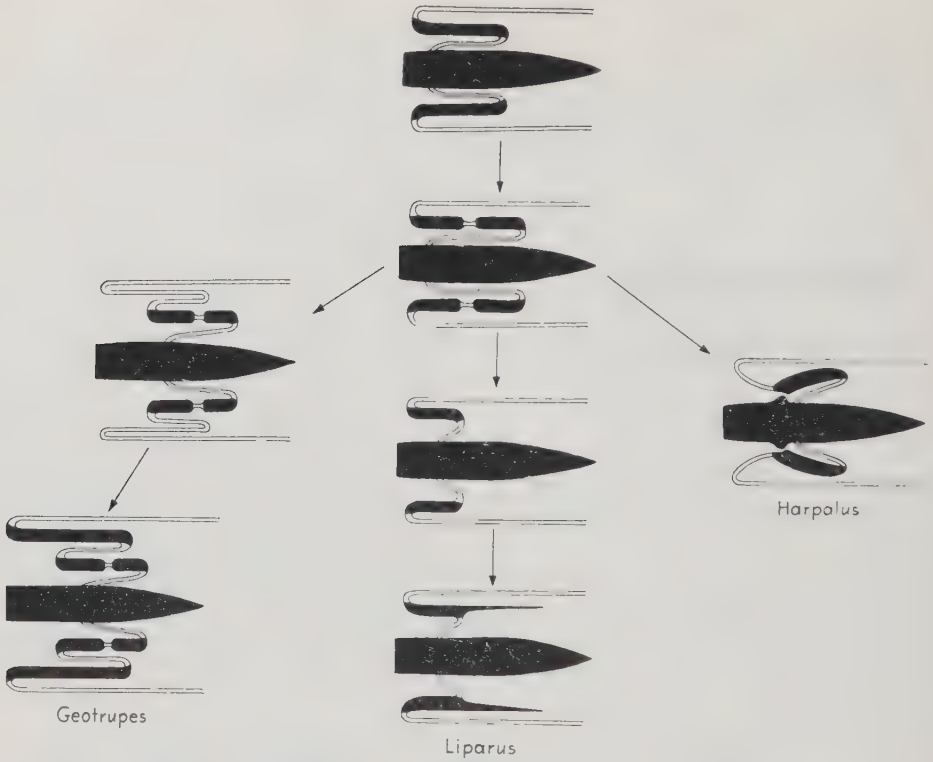

Abb. 124. Schematische Darstellung des möglichen Entstehungsweges verschiedener Phallobasistypen.

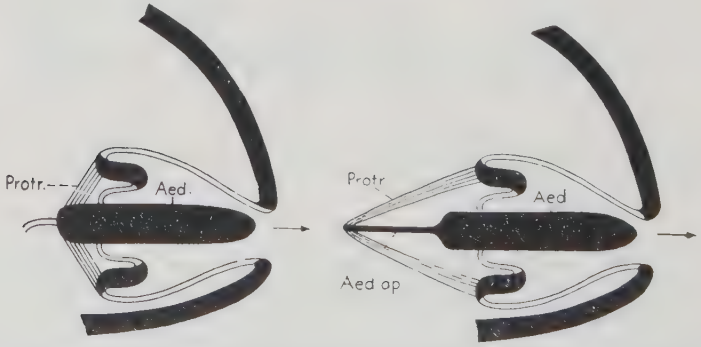

Abb. 125. Schematische Darstellung der Aedoeagusprotractoren, links bei Insertion unmittelbar am Aedoeagus, rechts bei Ansatz an den Aedoeagalapophysen.

Zusammenfassung

1. Die Muskulatur des Abdomens und des Genitoanalkomplexes von männlichen Käfern der Arten *Harpalus pubescens* Müll., (Carabidae), *Geotrupes stercorosus* Scriba (Scarabaeidae) und *Liparus glabrirostris* Küst. (Curculionidae) wird unter-

sucht, beschrieben, abgebildet und ihre Funktion erläutert. Die Benennung der Muskeln erfolgt nach ihrem Ursprungs- und Ansatzort.

2. Der Aedoeagus läßt sich durch unmittelbaren Muskelzug in jede erforderliche Richtung bewegen. Insbesondere wird auch die Protraktion des Begattungsorganes durch entsprechende Stränge unterstützt.

3. Die bei den untersuchten Spezies gefundene Muskulatur wird mit der in der Literatur von anderen Arten beschriebenen verglichen und gemeinsam besprochen.

4. Die in den Bauchsegmenten und am Genitoanalkomplex befindlichen Muskeln lassen sich in 16 Gruppen zusammenfassen.

5. Eine Homologisierung der im Käferabdomen vorhandenen Muskeln ist sowohl zwischen den verschiedenen Arten wie auch in den aufeinanderfolgenden Adominalringen bei einer Spezies bis zum 8. Segment hin möglich.

6. Das 9. Segment ist sehr verschieden gestaltet und meist stark reduziert. Es läßt sich bei den untersuchten Arten mittels Untersuchung des Muskelverlaufes nachweisen.

7. Die Anordnung der Muskeln des 8. und 9. Segmentes weist darauf hin, daß das Spiculum gastrale und der hintere Bogen (Carabidae) homolog sind und dem IX. Tergum entstammen. Beide werden daher als Tergalapodem des Segmentes 9 aufgefaßt. Auf einem Schema sind die verschiedenen Möglichkeiten der Umwandlung des 9. Abdominalringes und die Herausbildung unterschiedlicher Typen des Tergalapodems dargestellt.

8. Die Phallobasis ist sehr unterschiedlich gestaltet und zeichnet sich besonders bei *Geotrupes* durch die Ausbildung eines Phallobasalzylinders aus.

9. Die Parameren sind bei den drei Arten morphologisch nicht gleichwertig. Bei *Liparus* sind die sekundäre Fortsätze der Phallobasis, bei den anderen Arten dagegen sklerotisierte Teile der phallobasalen Membran.

10. Der Aedoeagus von *Geotrupes* ist stark rückgebildet und wird in funktioneller Hinsicht zum Teil durch den Phallobasalzylinder ersetzt. Er liegt bei *Geotrupes* um 45 Grad, bei *Harpalus* um 90 Grad in seiner Längsachse nach links gedreht in der Genitaltasche. Bei der ersten Art wird er während der Protraktion um 45 Grad nach rechts, bei der zweiten um weitere 90 Grad nach links gedreht.

11. Zur Erhöhung der Wirksamkeit der Protractoren und Retractoren sind am Begattungsorgan kopfwärts gerichtete Aedoeagalapophysen verschiedener Form vorhanden.

12. Der Bau des 9. Segmentes und die Muskulatur dieses Ringes weisen darauf hin, daß der Phallus Bestandteil des 10. Segmentes sein könnte. Nur die ventralen Längsmuskeln des 9. Abdominalringes treten zum Kopulationsorgan in Beziehung, der größte Teil der Phallus-Muskulatur ist jedoch Bestandteil des 10. Segmentes oder wird neu gebildet.

13. Die Analmuskeln können aus der dorsalen Längsmuskulatur der Segmente 8, 9 oder 10 entstanden sein.

Literatur

Agarwal, N. S. (1955): Genitalia and reproductive organs of *Oryzeaphilus surinamensis* L. (Cucujidae, Col.). — Indian J. Ent. **17**, p. 373—375.

Balthasar, V. (1963): Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region, I. — Prag.

Bauer, A. (1910): Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. — Ztschr. wiss. Zool. **95** (4), p. 493—646.

Berlese, A. (1909): Gli Insetti, I. — Milano.

Bissel, T. L. (1937): Structure of the reproductive system of pecan weevil (Curcul.) — Ann. Ent. Soc. Amer. **30**, p. 242—251.

Bostick, B. O. (1945): The morphology of the Carabid beetle Calosoma scrutator F. — Ann. Ent. Soc. Amer., **38** (1), p. 14—32.

Börner, C. (1903): Kritische Bemerkungen über einige vergleichend-morphologische Untersuchungen K. W. Verhoeffs. — Zool. Anz., 36.

Breuning, St. v. (1943): Beitrag zur Wertung der Geschlechtsorgane für die Systematik. — Ztschr. Morphol Oekol. Tiere **39**, p. 523—526.

Bugnion, E. (1910): Genital organs of Coleoptera. — Bull. Soc. Ent. Egypte, **4**.

Burmeister, H. (1832): Handbuch der Entomologie. — Berlin.

Cheema, P. S., Misra, J. N., Sitaraman, N. L., Srivastava, A. S. (1955): Studies on the common banboo borer, Dinoderus ocellaris Steph., IV: Structure and development of male reproductive organs with a note on the structure of female reproductive organs. — Indian. J. Ent. **17**, p. 352—361.

Crampton, G. C. (1938): The structures called parameres in male insects. — Bull. Broocklyn ent. Soc., p. 16—23.

Crampton, G. C. (1942): The external morphology of the Diptera. — State Geol. Nat. Hist. Surv. Bull. **64**, p. 10—165.

Crome, W. (1957): Zur Morphologie und Anatomie der Larve von Oryctes nasicornis L. — Dtsch. Ent. Z., N. F. **4**, p. 228—262.

Crowson, R. A. (1955): The natural classification of families of Coleoptera. — London.

Demandt, C. (1912): Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis L. — Ztschr. wiss. Zool. **103**, p. 171—299.

Dobson, R. M. (1954): A note of the anatomy and morphology of Carpophilus obsoletus Er. — Proc. R. ent. Soc. London (A) **29**, p. 45—50.

Dupois, C. (1952): Donées sur la morphogenése des genitalia mâles des insectes. — Trans. 9th int. Congr. Ent. Amsterdam, **1**, 151—154.

Ehara, S. (1954): Comparative anatomy of male genitalia in some Cerambycid beetles. — J. Fac. Hokkaido Univ. Sapporo (Zool.), **12**, p. 61—115.

Else, F. L. (1934): The development and anatomy of the male genitalia in Melanoplus differentialis. — J. Morphol., **55**, p. 577—609.

Evans, M. E. G. (1962): The muscular and reproductive system of Atomaria ruficornis Mrsh. — Trans. R. Soc. Edinbourgh, **46** (14), p. 297—399.

Francke-Grossmann, H. (1948): Über den Kopulationsapparat des Riesenbastkäfers Dendroctom micans Kug. — Verh. dtsch. Zool. Kiel, p. 219—225.

Ganglbauer, L. (1903): Systematisch-koleopterologische Studien. — Münch. Kol. Ztschr., 1, p. 271—349.

Gilbert, E. E. (1952): The homologies of the male genitalia of Rhynchophora and allied Coleoptera. — Ann. Ent. Soc Amer., **45**, p. 633—637.

Günther, K. K. (1961): Funktionell-anatomische Untersuchungen des männlichen Kopulationsapparates der Flöhe (Siphonaptera). — Dtsch. Ent. Z., N. F., **8**, p. 258 bis 349.

Gustafson, F. J. (1950): The origin and evolution of the genitalia of insects. — Microentomology, **15**, p. 36—37.

Haase, E. (1889): Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden. — Morphol. Jb. **15**, p. 331—435.

Hamnett, G. G. (1944): An investigation into the life-history and morphology of the Mustard Beetle, Phaedon cochlearia F., on watercress. — Proc. Zool. Soc. London, 114, p. 368—381.

Hannemann, H. J. (1957): Die männlichen Terminalia von Micropteryx calthella L. (Lep., Micropterygidae). — Dtsch. Ent. Z., N. F., **4**, p. 209—222.

Harnisch, W. (1915): Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. — Ztschr. wiss. Zool., **114** (1), p. 1—94.

Heberdey, R. F. (1928): Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des männlichen Geschlechtsapparates der Coleopteren. — Ztschr. Morphol. Oekol. Tiere, **10**, p. 533—575.

Heider, K. (1889): Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. — Jena.

Heider, K. (1899): Der morphologische Bau des Insektenabdomens. — Zool. Ctrbl., **4**.

Heymons, R. (1895): Die Segmentierung des Insektenkörpers. — Abh. d. Akad. Wiss. Berlin.

Heymons, R. (1896): Über abdominale Körperanhänge der Insekten. — Biol. Ztrbl., **41**, p. 854—864.

Heymons, R. (1899): Der morphologische Bau des Insektenabdomens. — Zool. Ztrbl., **4** (16), p. 537—556.

Hilger, C. (1894): Zur Morphologie des Käferabdomens. — Zool. Ztrbl., **1** (10/11). p. 385—389.

Hischler, J. (1909): Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes. — Ztschr. wiss. Zool., **92**, p. 627—744.

Hopkins, A. D. (1911): On the genus Pissodes. — U. S. Dept. Agric. Tech. Ser., **20** (1).

Jeannel, R. (1941): Faune des France, 39, Coleopteres Carabiques. — Paris.

Jeannel, R. (1951): Evolution de l'organe copulateur mâle des Arthromelus Jeannel. — Rev. franc. Ent., **18**, p. 49—55.

Jeannel, R. et Paulian, R. (1944): Morphologie abdominale des Coléopteres et systematique de l'ordre. — Rev. franc. Ent., **11**, p. 66—110.

Juga, V. G. et Rosca, A. (1962): La morphologie de l'apex abdominal chez les Cerambycidae (Col.), comparé a celui des Hyménopteres. — Trav. Mus. Hist. nat. „Grigore Antipa", **3**, p. 101—156.

Juga, V. G. et Konnerth, A. K. (1963): La structure de l'apex abdominal chnez les Halticine, comparée cella des Cerambycide. — Trav. Mus. Hist. nat. „Grigore Antipa", **4**, p. 201—216.

Kéler, St. v. (1956): Entomologisches Wörterbuch. — Berlin.

Kerschner, T. (1913): Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparates von Tenebrio molitor L. — Zool. Jb., **36** (3).

Kolbe, H. J. (1901): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Coleopteren nebst Grundlagen zu einem System und zur Systematik desselben. — Arch. Naturg., Beiheft: Festschrift f. Eduard v. Mertens, p. 89—150.

Kolbe, H. J. (1908): Mein System der Coleopteren. — Zeitschr. wiss. Insektenbiol., **4**, 5, 6, 7, 8, 11.

Korschelt, E. (1912): Zur Entwicklungsgeschichte des Dytiscus marginalis L. — Zool. Jb., Suppl. **15** (2,) p. 499—532.

Korschelt, E. (1924): Bearbeitung einheimischer Tiere, I: Der Gelbrand Dytiscus marginalis L. — Leipzig.

Kraatz, G. (1881): Über die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichesn Begattungsgliedes der Käfer für Systematik und Artunterscheidung. — Dtsch. Ent. Z., **25**, p. 113—126.

Krautwig, M. (1930): Untersuchungen am Kornkäfer (Calandra granaria L.): Der Bau der Geschlechtsorgane und ihre gegenseitigen Korrelationen. — Zool. Jb. (Anat.) **52**, p. 539—596.

Kullenberg, B. (1947): Der Kopulationsapparat der Insekten aus phylogenetischem Gesichtspunkt. — Zool. Bidr. Uppsala **25**, p. 79—90.

Lindemann, C. (1875): Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer. — Bull. Soc. Natur. Moscou **49** (1), p. 196—252.

Lindroth, C. H. (1957): The principal terms used for male and female genitalia in Coleoptera. — Opusc. entomol. **22**, p. 241—256.

Metcalfe, M. E. (1932): The structure and development of the reproductive system in Coleoptera with notes on its homologies. — Quart. J. Micr. Sci. **75**, p. 49—129.

Michener, C. D. (1944): A comparative study of the appendages of the eight and ninth abdominal segments of insects. — Ann. Ent. Soc. Amer. **37**, p. 336—351.

Millet, E. R. (1941): The skeletal muscles of the soldier beetle Chauliognathus marginatus F. — Proc. Louisiana Acad. Sci., Baton Rouge **6**, p. 74—75.

Muir, F. (1915): Notes on the Ontogeny and Morphology of the male Genital tube in Coleoptera. — Psyche, 22

Muir, F. (1918): On the Ontogeny and Morphology of the male Genital tube in Coleoptera. — Trans. R. Ent. Soc. London **66**, (122), p. 223—229.

Muir, F. (1919): On the mechanism of the male genital tube in Coleoptera. — Trans. R. Ent. Soc. London **67**, p. 404—414.

Murray, F. V.; Tiegs, O. W. (1935): The metamorphosis of Calandra oryzae. — Quart. J. Micr. Sci. **77**, p. 406—495.

Nielsen, A. (1957): On the evolution of the genitalia in male insects. — Ent. Medd. **28**, p. 27—57.

Peytoureau, L. (1895): Contribution á l'étude de la Morphologie de l'Armature génital des Insects. — Thèse, Bordeaux.

Powell, E. F. (1941): Relationships within the family Chrysomelidae as indicated by the male genitalia of certain species. — Amer. midl. Nat., Notre Dame **25**, p. 148—195.

Pradhan, S. (1935): The genitalia and their role in copulation in Epilachna indica with a discussion on the morphology of the genitalia in the family. — Proc. Acad. Sci. Univ. Prov. Allahabad **5**, p. 250—263.

Pradhan, K. S. (1949): On the structure and post-enbryonic development of the male genital organs of the wolly bear, Anthrenus fasciatus Herbst (Col. Dermestidae). — J. Zool. Soc. India **1**, p. 49—56.

Pruthi, H. S. (1924): On the post-embryonic development and homologies of the male genital organs of Tenebrio molitor L. (Coleoptera). Proc. Zool. Soc. London, p. 857—868.

Pruthi, H. S. (1925): Development of the male genitalia of Homoptera, with preliminary remarks on the nature of the organs in other insects. — Quart. J. Micr. Sci. **69**, p. 59—96.

Pu, C. L. (1938): A comparative study of the musculature of the male genitalia in several species of Coleoptera. — Lignan Sci. J. Canton **17** (1), p. 21—31.

Qadri, M. A. H. (1940): On the development of the genitalia and their ducts of ortopteroid insects. — Trans. R. Ent. Soc. London, **90**, p. 121—175.

Qadri, M. A. H. (1949): On the Morphology and post-embryonic development of the male genitalia and their ducts in Hemiptera. — J. Zool. Soc. India **1**, p. 129—143.

Rakshpal, R. (1946): Notes on the structure and development of the genital organs in Carpophilus sp. — Indian J. Ent., **8**, p. 59—69.

Reeker, H. (1894): Abdominalsegmente und Copulationsorgane der Käfer. — 22. Jahresber. Westf. prov. Ver, Münster.

Sarmiento, J. V. (1959): Estudio de los genitales machos en Coleopteros Adefagos. — Not. Mus. la Plata (Zool.) **19** (181), p. 223—242.

Saxena, O. N. (1953): Musculature of Mylabris pustulata Thunb. (Coleoptera). — Agra Univ. J. Res. (Sci.) **2** (2), p. 285—307.

Schaum, H. (1863): Über die Zusammensetzung des Kopfes und die Zahl der Abdominalsegmente bei den Insekten. — Arch. Naturgesch., p. 247 u. 365.

Schröder, L. (1902): Entwicklungsgeschichtliche und anatomische Studien über die männlichen Genitalorgane einiger Scolytiden. — Arch. Naturgesch. **68** (1). p. 79—112.

Schwarz, O. und Weise, J. (1894): Bemerkungen zu C. Verhoeffs Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleopteren. — Dtsch. Ent. Z., p. 153—157.

Sharp, M. A. and Muir, F. (1912): The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. — Trans. Ent. Soc. London **24**, p. 477—642.

Snodgrass, R. (1931): Morphology of the insect abdomen, I: General structure of the abdomen and its appendages. — Smiths. Misc. Coll. **85** (6).

Snodgrass, R. (1935): Principles of insect morphology. — New York and London.

Snodgrass, R. (1936): Morphology of the insect abdomen, III: The male genitalia. — Smiths. Misc. Coll. **95** (14).

Snodgrass, R. (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. — Smiths. Misc. Coll., **135** (6).

Srivastava, U. S. (1953): On the post-embryonic development of the male genital organs (external and internal) of Tribolium castaneum Herbst. (Coleoptera, Tenebrionidae). — Indian J. Ent., **15** (4), p. 352—361.

Srivastava, U. S. and Srivastava, B. P. (1959): Observations on the post-embryonic development of the male reproductive organs in *Leucinodes orbonalis* Guen. (Lepidoptera, Pyraustidae). — J. Linn. Soc. London **44**, p. 196—202.

Stein, F. (1847): Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten, 1: Monographie der weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. — Berlin.

Strauss-Duerckheim, H. E. (1828): Considérations générales sur l'anatomie comperée des animaux articulés, aux quelles on a joint l'anatomie descriptive du Hanneton vulgaire. — Paris.

Tuxen, S. L. (1956): Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects. — Copenhagen.

Verhoeff, C. (1893): Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera. — Dtsch. Ent Z., p. 113 bis 170.

Verhoeff, C. (1894): Zur vergleichenden Morphologie der „Abdominalanhänge" der Coleopteren. — Ent. Nachr. **20**, p. 93—96.

Verhoeff, C. (1895): Über die Copulationsorgane männlicher Coleopteren; Eine Antwort an die Herren Schwarz und Weise. — Dtsch. Ent. Z., p. 65—73.

Verhoeff, C. (1895): Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinelliden und über die Hinterleibsmuskulatur von Coccinella. — Arch. Naturgesch. **61** (1). p. 1—80.

Verhoeff, C. (1895): Vergleichend-morphologische Untersuchungen über das Abdomen der Endomychiden, Erotyliden und Languriiden (im alten Sinne) und über die Muskulatur des Copulationsapparates von Triplax. — Arch. Naturgesch. **61** (1), p. 213—287.

Verhoeff, K. W. (1917): Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenetische Bedeutung desselben, zugleich ein zusammenfassender kritischer Rückblick und neuer Beitrag. — Ztschr. wiss. Zool. **117** (1), p. 130—204.

Wandolleck, B. (1906): Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Käfer. — Zool. Jb., Abt. Morphol. **22**, p. 477—576.

Weber, H. (1949): Grundriß der Insektenkunde. — Jena.

Wheeler, W. M. (1893): A contribution to insect embryology. — J. Morphol. 8, p. 1—160.

Wood, S. L. (1952): Observation on the homologies of the copulatory apparatus in male Coleoptera. — Ann. Ent. Soc. Amer. **45**, p. 613—617.

Zacharuk, R. Y. (1958): Structures and functions of the reproductive system of the Prairie Grain Wireworm Ctenicera aeripennis destructor Brown (Coleoptera, Elateridae) — Canad. J. Zool. **36**, p. 725—751.

Zia, Y. (1936): Comparative studies of the male genital tube in Coleoptera Phytophaga. — Sinensia **7** (3), p. 319—352.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Fritz Hieke
Institut für Spezielle Zoologie
und Zoologisches Museum
der Humboldt-Univerität zu Berlin
104 Berlin
Invalidenstr. 43